



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA

INFLUENCIA DE HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES (HMA)
EN EL DESARROLLO DE PLÁNTULAS DE *Opuntia streptacantha* Lem. SOMETIDAS
A SEQUÍA, EN CONDICIONES DE INVERNADERO

T E S I S

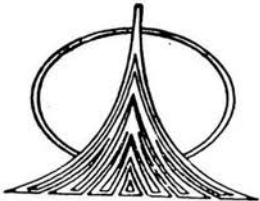
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

CESAR FERNANDO GONZÁLEZ MONTEERRUBIO

DIRECTOR: DR. ARCADIO MONROY ATA



MÉXICO, D.F.

FEBRERO 2003

INVESTIGACIÓN REALIZADA CON FINANCIAMIENTO DE LA DIRECCIÓN
GENERAL DE ASUNTOS DEL PERSONAL ACADÉMICO (DGAPA) A TRAVÉS
DEL PROYECTO No. IN-235402



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

DEDICATORIA

A mi Madre y mi Hermana, ya que juntos hemos luchado desde el principio por salir adelante y sé que lo lograremos.

A mis tíos Esperanza y Carlos, Miguel y Fabiola, Alejandro, Edith, Edgar, Leticia, Octavio y todos aquellos miembros de mi familia que me han apoyado en diversas etapas de mi vida y que me siguen apoyando.

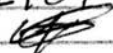
A mis Abuelos Esperanza y José, que nos apoyaron cuando más los necesitábamos.

A Sandy, por ser mi principal impulsor a lo largo de mi carrera y ser tan especial en mi vida.

A todos mis amigos, con quiénes he pasado muy buenos momentos y he recibido apoyo incondicional siempre que lo he necesitado.

A mi Padre, ya que sin él no estaría aquí y a pesar del poco tiempo que convivimos me dejó muchas cosas buenas que recordar.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Cesar Fernando
González Monterrubio
FECHA: 19/II/04
FIRMA: 

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Arcadio Monroy, por su valiosa guía para la realización de este trabajo y por todas sus enseñanzas, que estoy seguro me serán útiles a lo largo de toda mi vida.

A la M. en C. Rosalva García y la Dra. Socorro Orozco, por sus valiosos consejos a lo largo de la realización de este trabajo.

Al M. en C. Ramiro Ríos y al Biol. Juan Romero, por sus valiosas aportaciones para enriquecer este trabajo.

A todos los maestros que he tenido a lo largo de mi vida, sin los cuales no hubiera llegado hasta aquí.

Al Biol. Roberto Ramos y Maribel Flores, valiosos apoyos de la unidad de investigación en Ecología Vegetal quienes están dispuestos a ayudar a los alumnos en todo lo que necesiten.

INDICE

| | |
|---|----|
| RESUMEN | 1 |
| INTRODUCCIÓN | 3 |
| MARCO TEÓRICO | 5 |
| 1.- La simbiosis | 5 |
| 2.- Micorrizas | 5 |
| 2.1.- Origen | 5 |
| 2.2.- Descripción y clasificación | 6 |
| 2.3.- Importancia de los HMA | 9 |
| 2.4.- Desarrollo de la colonización | 10 |
| 3.- Restauración Ecológica | 13 |
| 4.- Relaciones Hídricas de las Plantas | 13 |
| 5.- <i>Opuntia streptacantha</i> | 14 |
| ZONA DE ESTUDIO | 16 |
| PROBLEMÁTICA y JUSTIFICACIÓN | 19 |
| HIPÓTESIS | 21 |
| OBJETIVOS | 21 |
| MÉTODO | 22 |
| 1.- Preparación de Unidades Experimentales | 22 |
| 2.- Germinación de Semillas de <i>Opuntia streptacantha</i> | 22 |
| 3.- Montaje del Experimento | 23 |
| 4.- Transpiración de las Plántulas | 24 |
| 5.- Parámetros del desarrollo vegetal | 25 |

| | |
|--|-----------|
| 6.- Porcentaje de Supervivencia | 25 |
| 7.- Tasa de Crecimiento | 26 |
| 8.- Eficiencia en el Uso del Agua | 26 |
| 9.- Potencial Hídrico | 26 |
| 10.- Porcentaje de Colonización Micorrízica | 27 |
| 11.- Propiedades Físicas y Químicas del Suelo | 28 |
| 12.- Análisis Estadísticos | 28 |
| RESULTADOS Y DISCUSIÓN | 29 |
| 1.- Germinación | 30 |
| 2.- Supervivencia | 31 |
| 3.- Colonización Micorrízica | 34 |
| 4.- Transpiración | 35 |
| 5.-Biomasa y Eficiencia en el Uso del Agua (WUE) | 38 |
| 6.- Crecimiento | 45 |
| 7.- Potencial Hídrico | 49 |
| 8.- Tolerancia de las plántulas | 50 |
| CONCLUSIONES | 53 |
| LITERATURA CITADA | 54 |

ÍNDICE DE CUADROS

| | |
|--|----|
| Cuadro 1.- Propiedades físicas del suelo proveniente del municipio de Santiago de Anaya | 17 |
| Cuadro 2.- Propiedades químicas del suelo proveniente del municipio de Santiago de Anaya | 17 |
| Cuadro 3.- Cantidad de agua del suelo a la que se sometieron los cuatro tratamientos a lo largo del experimento. | 22 |
| Cuadro 4.- Supervivencia de los cuatro tratamientos al final del experimento | 31 |
| Cuadro 5.- Valores del porcentaje de micorrización obtenidos para cada tratamiento | 33 |
| Cuadro 6.- Valores promedio de la WUE (uso eficiente del agua) | 43 |
| Cuadro 7.- Tasa relativa de crecimiento de los cuatro tratamientos al final de la semana 22 | 45 |
| Cuadro 8.- Valores de potencial hídrico obtenidos en unidades de presión, milipascales (MPa), para los cuatro tratamientos | 48 |
| Cuadro 9.- ANOVA de un factor para la supervivencia de los tratamientos húmedos al final del experimento | 62 |
| Cuadro 10.- ANOVA de dos factores para colonización micorrízica de <i>O. streptacantha</i> | 62 |
| Cuadro 11.- Valores de biomasa seca y cociente Raíz/Vástago obtenidos para cada tratamiento | 62 |
| Cuadro 12.- ANOVA de dos factores para la biomasa seca aérea | 63 |
| Cuadro 13.- ANOVA de dos factores para la biomasa seca radical | 63 |
| Cuadro 14.- ANOVA de dos factores para la biomasa seca total | 64 |
| Cuadro 15.- ANCOVA de dos factores para el cociente Raíz/Vástago | 64 |
| Cuadro 16.- Valores de eficiencia en el uso del agua obtenidos para los cuatro tratamientos | 64 |
| Cuadro 17.- ANOVA de dos factores para la eficiencia en el uso del agua | 65 |

| | |
|--|----|
| Cuadro 18.- ANOVA de dos factores para la altura al inicio del experimento | 65 |
| Cuadro 19.- ANOVA de dos factores para la altura al final del experimento | 65 |
| Cuadro 20.- ANOVA de dos factores para el diámetro al inicio del experimento | 66 |
| Cuadro 21.- ANOVA de dos factores para el diámetro al final del experimento | 66 |
| Cuadro 22.- ANOVA de dos factores para el potencial hídrico | 66 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1.- Tipos de micorrizas (Read, 1999). | 7 |
| Figura 2.- Establecimiento y formación de la micorriza arbuscular | 11 |
| Figura 3.- <i>Opuntia streptacantha</i> Lem. ubicada en la localidad de Xitzio Municipio de Santiago de Anaya. | 14 |
| Figura 4.- Mapa de localización del municipio Santiago de Anaya, Hidalgo | 16 |
| Figura 5.- Dimensiones de las unidades experimentales | 21 |
| Figura 6.- Determinación del potencial hídrico de las plántulas de <i>Opuntia streptacantha</i> mediante la Cámara de Schollander | 26 |
| Figura 7.- Temperatura registrada durante el periodo de estudio (octubre-marzo) | 28 |
| Figura 8.- Humedad relativa registrada en el invernadero durante el periodo de estudio (octubre-marzo) | 28 |
| Figura 9.- Porcentaje de germinación de <i>Opuntia streptacantha</i> | 29 |
| Figura 10.- Plántulas de <i>Opuntia streptacantha</i> con edades de entre 15 y 45 días | 30 |
| Figura 11.- Porcentaje de sobrevivencia <i>O. streptacantha</i> | 31 |
| Figura 12.- Valores de F para la sobrevivencia de los tratamientos húmedos a lo largo del experimento obtenidos a partir de ANOVA ($p \leq 0.05$) | 31 |
| Figura 13.- Plántulas del tratamiento húmedo no micorrizado muertas a lo largo del experimento. | 32 |
| Figura 14.- Plántulas del tratamiento húmedo micorrizado muertas a lo largo del experimento. | 32 |
| Figura 15.- Porcentaje de colonización micorrícica de los cuatro tratamientos. | 33 |
| Figura 16.- Raíces de plántulas de <i>Opuntia streptacantha</i> colonizadas por hifas de hongos micorrizógenos | 34 |
| Figura 17.- Evapotranspiración real de los cuatro tratamientos a lo largo del experimento | 36 |

| | |
|---|----|
| Figura 18.- Transpiración acumulada de los cuatro tratamientos a lo largo del experimento. | 36 |
| Figura 19.- Cantidad de biomasa seca aérea obtenida al final del experimento | 39 |
| Figura 20.- Cantidad de biomasa fresca aérea obtenida al final del experimento | 39 |
| Figura 21.- Biomasa seca total obtenida al final del experimento | 40 |
| Figura 22.- Biomasa fresca total obtenida al final del experimento | 40 |
| Figura 23.- Biomasa seca radical obtenida al final del experimento | 41 |
| Figura 24.- Biomasa fresca radical obtenida al final del experimento | 41 |
| Figura 25.- Resultados del cociente raíz-vástago obtenidos al final del experimento | 42 |
| Figura 26.- Eficiencia en el uso del agua de los cuatro tratamientos | 44 |
| Figura 27.- Altura de los cuatro tratamientos a lo largo del experimento | 45 |
| Figura 28.- Diámetro de los tratamientos a lo largo del experimento | 45 |
| Figura 29.- Valores de F para la altura de <i>O. streptacantha</i> a lo largo del experimento obtenidos a partir de ANOVA de dos factores ($p \leq 0.05$) | 46 |
| Figura 30.- Valores de F para el diámetro de <i>O. streptacantha</i> a lo largo del experimento obtenidos a partir de ANOVA ($p \leq 0.05$) | 46 |
| Figura 31.- Plántulas de <i>Opuntia streptacantha</i> del tratamiento seco (M+S) a la izquierda y (M-S) a la derecha, al final del experimento | 47 |
| Figura 32.- Plántulas de <i>Opuntia streptacantha</i> del tratamiento húmedo (M-H) a la izquierda y (M+H) a la derecha, al final del experimento | 47 |
| Figura 33.- Potencial hídrico promedio de plántulas de <i>O. streptacantha</i> de 22 semanas de edad | 49 |
| Figura 34.- Niveles de estrés obtenidos en la plántulas de <i>Opuntia streptacantha</i> en los cuatro tratamientos a lo largo del experimento | 50 |
| Figura 35.- Valores de F para el estrés a lo largo del experimento obtenido a partir de ANOVA de dos factores ($p \leq 0.05$) | 50 |

Figura 36.- Plántulas de *Opuntia streptacantha* con los diferentes niveles de tolerancia

RESUMEN

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) forman asociaciones simbióticas con la mayoría de las plantas superiores del planeta, proporcionándoles grandes ventajas, ya que les facilitan la obtención de agua y minerales de difícil disponibilidad en el suelo, además de protegerlas contra los efectos patógenos de muchos microorganismos y de proporcionarles resistencia contra diversos tipos de estrés. En esta investigación se estudió el efecto que tienen los HMA sobre la resistencia a la sequía y sobre el desarrollo de plántulas de *Opuntia streptacantha*, que es una de las especies dominantes del matorral crasicaule y es altamente valorada por los habitantes de estas zonas por su valor económico y alimenticio. El objetivo del estudio fue determinar el efecto que tienen los HMA en el desarrollo de plántulas de *O. streptacantha* bajo condiciones de sequía y favorecer su sobrevivencia en las zonas en donde crecen. Por ello, la presente investigación planteo resolver las siguientes preguntas: ¿La inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares le proporciona a *Opuntia streptacantha* mayor resistencia contra la sequía?, ¿Cómo influye la micorrización en el crecimiento de la plántula (altura y diámetro)?, ¿La micorrización de esta especie representa una ventaja, de tal forma que aumenta el porcentaje de sobrevivencia de sus plántulas?, ¿Cuál es la influencia de la micorrización de esta especie sobre la eficiencia en el uso del agua y en el potencial hídrico de la misma?

Las semillas de *O. streptacantha* y el inóculo micorrízico procedieron de agostaderos semiáridos del Valle de Actopan, estado de Hidalgo. El diseño experimental consistió en un grupo de cien plántulas de esta especie distribuidas en dos tratamientos (micorrizado y no micorrizado) y estos a su vez sometidos a dos tipos de riego: húmedo (a capacidad de campo del suelo) y seco (a 50% de la capacidad de campo del suelo), obteniendo un total de cuatro tratamientos; micorrizado húmedo (M+H), no micorrizado húmedo (M-H), seco micorrizado (M+S) y seco no micorrizado (M-S). Semanalmente se determinó la altura, el diámetro, la sobrevivencia, el estrés de las plántulas y la cantidad de agua transpirada y al final del experimento se evaluó el potencial hídrico, la cantidad de biomasa seca producida y la eficiencia en el uso del agua. De esta manera se encontró que los HMA favorecen un aumento en la sobrevivencia de las plántulas de *Opuntia streptacantha* cuando son atacadas por hongos patógenos, favorecen un incremento en su transpiración, la cantidad de biomasa seca producida, su desarrollo (altura), su potencial hídrico y la eficiencia en el uso del agua cuando se encuentran en condiciones de capacidad de campo en el suelo. Además que, favorecen un aumento en su potencial hídrico, así como en la tolerancia cuando se encuentran en condiciones de sequía.

INTRODUCCIÓN

En la actualidad, el deterioro de los ecosistemas naturales, debido a la actividad humana, tiene graves consecuencias sobre el desarrollo de la vida en nuestro planeta. En efecto, el número de especies extintas o en peligro de extinción va creciendo día con día debido a sobreexplotación del medio ambiente y a la contaminación causada por los desechos vertidos en el aire, agua y suelo del planeta, poniendo en peligro a la propia existencia humana.

Actualmente, ya han comenzado a desarrollarse programas de restauración y conservación de los recursos naturales. Sin embargo, a pesar de que existe una gran cantidad de estudios en todo el mundo sobre este problema, éstos no son suficientes para sustentar la reconstrucción de ecosistemas y en muchos lugares la investigación apenas se encuentra en etapas preliminares.

En México la situación no es más favorable, ya que a pesar de ser uno de los países más ricos en cuanto a biodiversidad, también es uno de los más pobres económicamente hablando y como consecuencia hay muchas deficiencias educativas, por lo que la explotación de sus recursos naturales ha sido intensiva y no se ha realizado de manera sustentable.

Del total del territorio nacional el 60% está compuesto de zonas áridas y semiáridas (Montaño y Monroy, 2000); esto se debe a que parte de nuestro país se encuentra ubicado entre los 20° y 40° de latitud al norte del ecuador, que es una de las dos grandes zonas de alta presión atmosférica que reciben corrientes de aire descendente secas (Velasco, 1991) y que son responsables de la existencia de los mayores desiertos en el mundo. En este tipo de ecosistemas la disponibilidad del agua es el principal factor limitante de la actividad ecológica.

Además de ocupar una gran parte del territorio nacional, en las zonas áridas y semiáridas se concentra un porcentaje importante de la biodiversidad mexicana, especialmente en cuanto al número de endemismos. Entre las especies tanto animales como vegetales que en ellas se concentran, existe una gran cantidad que es aprovechada por el ser humano y una cantidad aún mayor que tiene algún uso potencial que no se ha estudiado. Sin embargo, la sobreexplotación humana de los recursos, aunada a las actividades agrícolas y ganaderas, ha provocado la destrucción de la cubierta vegetal original, dejando a los suelos expuestos a la erosión y propiciando evidentes procesos de desertificación, poniendo en riesgo la existencia de una gran cantidad de recursos naturales que no se encuentran en ningún otro lugar.

Cuando se quiere llevar a cabo la restauración de una zona degradada, resulta muy difícil lograr el establecimiento y/o la supervivencia de las especies reintroducidas, debido a la pérdida del suelo por la erosión, la competencia con especies exóticas, la pérdida de nutrientes del suelo por el cultivo intensivo, el sobrepastoreo y como consecuencia de lo mencionado, un aumento en la presión de herbivoría por animales nativos o introducidos.

La restauración ecológica es la disciplina encargada de detener el proceso de deterioro del suelo por medio del establecimiento de una nueva cubierta vegetal (Vázquez y Batis, 1996), por ejemplo al garantizar un aumento en el establecimiento de plantas nodriza, las cuales faciliten a su vez el establecimiento de muchas otras especies nativas. Por esta razón, es necesario diseñar estrategias que faciliten realizar la restauración ecológica de las zonas áridas y semiáridas de México.

Una forma efectiva de lograr un aumento en el establecimiento e incluso en el desarrollo de las poblaciones vegetales es mediante la inducción de un tipo de simbiosis mutualista, que se forma entre las raíces de cerca del 80% de las plantas terrestres (Morton, 1998) y ciertos hongos (Harley y Smith, 1984) presentes en la rizósfera. Estas son las micorrizas arbusculares, mismas que forman el tipo más común de simbiosis en los sistemas naturales (Azcón y Barea, 1996; Mukerji, 1996).

MARCO TEÓRICO

1.- La Simbiosis:

En 1887, Antón de Bary acuñó el término simbiosis, que definió en la frase: "La vida conjunta de diferentes organismos mencionados"; él consideró dos clases de simbiosis: parasítica y mutualística, pero hoy en día, la simbiosis implica solo asociaciones positivas (Mukerji y Chamola, 2000). El mutualismo es un tipo de relación en donde ambas partes se benefician (Ville *et al.*, 1996).

Se considera que la simbiosis tiene un gran potencial evolutivo, ya que posibilita a los organismos a adquirir nuevas características en la forma y propiedades de los asociados, las cuales proveen una ventaja frente a sus competidores o depredadores. La simbiosis fue de crucial importancia en la evolución de los eucariontes, con particular referencia en la mitocondria y los cloroplastos (Mukerji y Chamola, 2000).

Existe una innumerable cantidad de relaciones simbióticas en el planeta. Sin embargo, la simbiosis existente entre las plantas terrestres y los Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA) es el tipo más común en los sistemas naturales (Azcón y Barea, 1996; Mukerji, 1996; Mukerji y Chamola, 2000).

2.- Las Micorrizas

2.1.- Origen

Las evidencias indican que la simbiosis micorrícica se originó hace unos 400 millones de años y la estructura de la micorriza (hongo + planta) no ha cambiado considerablemente durante el paso de los años (Morton, 1998). Esta asociación debió jugar un papel importante en la colonización de la tierra por las plantas primitivas (Mukerji y Chamola, 2000).

Varias hipótesis han sido propuestas acerca del antecesor del micobionte, pero se piensa que es un grupo monofilético. Pirozynski y Malloch (1975, tomado de Morton, 1998) sugirieron que éste surgió a partir de la simbiosis de un alga semiacuática y un hongo oomicete; por su parte, Morton (1990), incapaz de aceptar un antecesor oomicete, alternativamente propuso a un hongo zigomicete saprobio de, quizá, un hábitat más terrestre. Esta hipótesis fue corroborada por las afinidades morfológicas y moleculares de un hongo zigomicete con el linaje de *Glomus*, de los glomales (Morton, 1998).

2.2.- Descripción y clasificación

Se le llama micorriza a un tipo de asociación formada entre hongos de varios taxa, incluyendo *Zigomycotina*, *Ascomycotina*, *Basidiomycotina* y *Deutromycotina* (Srivastava *et al.*, 1996) y el 90 % de las plantas superiores, entre las que se incluyen 79% monocotiledóneas, 83% dicotiledóneas y todas las gimnospermas investigadas (Robson *et al.*, 1994). Esta asociación consta de tres partes; La raíz, la estructura formada por la asociación interna raíz-hongo y el micelio externo (Lambers *et al.*, 1998)

En esta asociación la planta (fitobionte) provee al hongo de entre el 10 y 20% de su producción fotosintética total (Jakobsen y Rosendal, 1990), mientras que el micobionte (hongo) incrementa la absorción de nutrimentos minerales del suelo, sobre todo los de difícil disponibilidad como el fósforo, incrementan la capacidad de fijar nitrógeno de las plantas de especies leguminosas, además de aumentar la tolerancia a diversos tipos de estrés como es el provocado por la salinidad, la sequía, las altas temperaturas del suelo, patógenos de la raíz y metales pesados. También ayudan a mantener el balance hídrico de la planta y a su vez incrementan la tasa fotosintética (Srivastava *et al.*, 1996; Varma A., 1998;).

Los hongos formadores de micorrizas generalmente se extienden en los suelos y tienen una fuerte dependencia biotrófica a sus plantas hospederas, por lo que raramente tienen vida libre saprofítica y generalmente mueren a los pocos días de haber germinado si no encuentran un hospedero (Mukerji K.G., 1996; Read., 1999; Srivastava *et al.*, 1996).

Las micorrizas se clasifican en base a la extensión de la penetración en la raíz, producción de manto externo y las estructuras: inter e intracelulares que forman dentro de la raíz de la planta. Así, se han reconocido siete tipos de micorrizas (Figura 1), las cuales son:

- 1) Ectomicorrizas: contiene 25 familias de *Basidiomicotina*, 7 familias de *Ascomicotina* y un género de *Zygomicotina*. Los simbiontes incluyen gimnospermas y angiospermas. En este tipo de hongos está presente una red o manto hifal, no tiene penetración hifal en células, la hifa es generalmente septada y forman una malla hifal entre las células epidérmicas y corticales.
- 2) Endomicorriza o Micorriza Vesículo Arbuscular: hongos pertenecientes al orden *Glomales* cuyo rango de plantas simbioses va de Briofitas a Angiospermas. En este tipo de micorrizas, que no forman malla hifal en el interior de las raíces, las hifas aseptadas entran en las células corticales de la raíz y forman vesículas características y arbuscúlos.
- 3) Micorriza Arbutoide: Estos son hongos pertenecientes a los *Basidiomicetos* y colonizan miembros del orden ericales (Arbutoideae). Presenta una malla hifal cuyas hifas septadas penetran sólo las células epidérmicas y se enrollan dentro. La red hifal también está presente en los espacios intercelulares.

- 4) Micorriza Monotropoide: Formadas por hongos pertenecientes a *Basidiomycotina*; colonizan miembros de angiospermas pertenecientes a la familia Monotropaceae. Presentan red hifal cuyas ramificaciones de hifas septadas penetran las células epidérmicas formando pequeñas estacas dentro, otra característica es que la red hifal no se ve en las raíces maduras.
- 5) Micorriza Ericoide: Hongos usualmente pertenecientes a los *Basidiomicetos* y uno, *Hymenoschypus*, pertenece a *Ascomycotina*. Establecen simbiosis con miembros del orden Ericales. En esta asociación las raíces son cubiertas por una fina malla entrelazada de hifas septadas de color café oscuro cuyas ramificaciones penetran en las células corticales, formando espirales intracelulares invaginadas y encerradas por el plasmalema del hospedero. También forman red hifal en los espacios intercelulares.
- 6) Micorrizas de Orquídeas: Hongos pertenecientes a *Basidiomycotina*, *Micelia* y *Sterilia*, colonizan miembros de la familia *Orquidaceae* (angiospermas). Tienen hifas septadas que penetran en las células y desarrollan dentro espirales compactas, llamados pelotones. Esta asociación es probablemente pseudomicorrízica, pero juega un importante papel en el establecimiento de plántulas de orquídeas.
- 7) Ectendomicorrizas: son hongos pertenecientes a los basidiomicetos que forman simbiosis con gimnospermas y angiospermas. En estos hongos la malla hifal que se presenta es muy escasa. La hifa septada penetra las células de la raíz y se enrolla en ellas, también se encuentra una fina red de hifas fúngicas en los espacios intercelulares (Srivastava *et al.*, 1996).

La presente investigación se encuentra enfocada hacia los hongos micorrizógenos arbusculares (endomicorrizas), que probablemente son los más importantes, debido a que son los que se encuentran distribuidos con mayor amplitud y se asocian con la mayor parte de las especies hospederas, además de que facilitan a las plantas la obtención de fósforo (Srivastava *et al.*, 1996; Bever *et al.*, 2001).

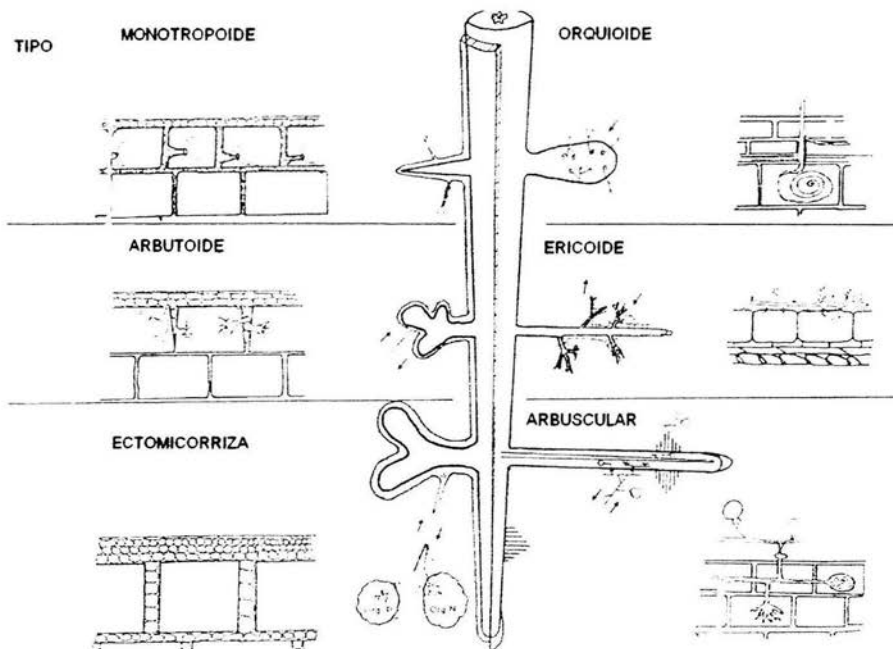


Figura 1.- Tipos de micorrizas (Read, 1999).

2.3.- Importancia de los HMA

Independientemente de cómo y a partir de donde ocurrió la asociación micorrícica, sí está perfectamente claro que a lo largo del tiempo ha jugado un papel clave en el desarrollo de las comunidades vegetales. Aunque Webley *et al.* (1952), propusieron que la actividad de los microorganismos del suelo (HMA) contribuye a la maduración de su hábitat y, por consiguiente, juegan un papel más importante en etapas sucesionales tardías, estudios realizados en ecosistemas de dunas costeras sugieren que la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares juega un papel importante en las etapas más tempranas de la sucesión (Corkidi y Rincón, 1997). Además la presencia de HMA influencia la actividad de microorganismos en el suelo (Bagyaraj, 1990; Andrade *et al.*, 1997; Burke *et al.*, 2002) aumentando el número de especies bacterianas y actinomicetes en la rizósfera (Krishna *et al.*, 1982; Ames *et al.*, 1984; Abdel-Fattch y Mohamedin, 2000).

Los HMA no son muy específicos, ya que pueden formar simbiosis micorrícica con más de una especie de hospedero y las especies de hospederos pueden estar asociadas con más de una especie de hongo. Sin embargo se ha encontrado cierta subespecificidad genética de parte de los hongos con algunos hospederos (Smith y Read, 1997)

A nivel de la dinámica de una comunidad vegetal, se entiende por sucesión ecológica al cambio gradual de las especies que la conforman a lo largo del tiempo (Audersik y Audersik, 1996; Ville *et al.*, 1996). Las micorrizas están presentes en todas las etapas de la sucesión en la mayoría de los vegetales de todos los ecosistemas terrestres. Mediante esta interacción ambos simbiosiontes resultan beneficiados. El micobionte, cuyos propágulos se encuentran en los centímetros superiores del suelo y alcanzan su máximo número en los alrededores de las raíces, en donde las poblaciones microbianas del suelo se activan para crecer formando la llamada rizósfera (Azcón y Barea, 1996; Cuenca *et al.*, 1998), germina colonizando la corteza de la raíz e invadiendo las células corticales (inoculación) en donde forman arbusculos compuestos de repetidas ramas dicotómicas, simultáneamente, desarrolla un micelio extraradical que se llega a convertir en una cadena de redes hifales con las que ayuda a la planta a adquirir nutrientes minerales y agua, los cuales puede transferir a distancias relativamente largas en el suelo (Nakano *et al.*, 2001; Azcón y Barea, 1996; Guttenberger, 2000). La inoculación también puede darse a partir de un micelio originado en una raíz previamente infectada (Azcón y Barea, 1981).

El fitobionte, que puede ser una de las 83% de dicotiledóneas, 79% de monocotiledóneas o cualquier gimnosperma que hayan sido investigadas (Varma, 1998), que puede ser colonizado a los pocos días después de la emergencia de la radícula (Read y Birch, 1988, tomado de Robson *et al.*, 1994) da a cambio compuestos de carbono (fotosintatos) y le proporciona un nicho ecológico protegido de los fenómenos de antagonismo microbiano en la rizósfera (Azcón y

Barea, 1981; Robson *et al.*, 1994; Mukerji, 1996; Varma, 1998; Guttenberger, 2000; Mukerji y Chamola, 2000).

Además de la obtención de nutrientes esenciales como fósforo, nitrógeno, cobre, zinc y agua del suelo, el micobionte (hongo micorrizógeno) le proporciona al simbiote vegetal un incremento en la tolerancia a la salinidad, la sequía, las altas temperaturas del suelo, a patógenos, a la toxicidad de los metales pesados, ayuda al mantenimiento del balance hídrico; también incrementa la tasa fotosintética, el intercambio de gases, la eficiencia en el uso del agua, el crecimiento, el desarrollo de la planta, la sobrevivencia y tiene influencia diferencial en los componentes reproductivos masculinos y femeninos (Azcón y Barea 1981; Robson *et al.*, 1994; Azcón *et al.*, 1996; Mukerji, 1996; Varma, 1998; Pendleton, 2000; Khaliq y Sanders, 2000; Augé, 2001; Scheloske *et al.*, 2001; Van der Heijden y Kuyper, 2001).

2.4.- Desarrollo de la colonización

La colonización de las raíces por HMA puede llevarse a cabo por tres recursos del inóculo: (1) esporas, (2) fragmentos de raíz infectados y (3) hifas (propágulos), las esporas, con gruesas y resistentes paredes y con varios cientos de núcleos son estructuras de sobrevivencia a largo plazo, tienen la capacidad de dispersarse por el viento y por el agua; otros propágulos sólo se pueden mover en distancias cortas, consecuentemente, los hongos dependen de la existencia de micelio perenne o de la extensión en la colonización del suelo por parte de las plantas hospederas y de la baja especificidad por hospederos particulares. Las plantas con las que forman simbiosis también dependen, para la inoculación micorrícica, de la capacidad de los propágulos fúngicos para sobrevivir en un alto rango de tipos de suelo y condiciones medioambientales (Smith y Read 1997).

Las esporas germinan en el suelo y al igual que los fragmentos de raíces colonizadas pueden producir pequeñas cantidades de micelio en el orden de 20-30 mm. Un micelio extenso no es formado sin la sucesiva colonización de un sistema radical, y si la espora se separa, el crecimiento de la hifa cesa (Smith y Read 1997).

La germinación de esporas se incrementa en algunas ocasiones con la presencia de microorganismos o decrece en suelo estéril. Los exudados solubles de las plantas o extractos de las raíces de especies hospederas estimulan el crecimiento y la ramificación del micelio de las esporas (Azcón y Barea, 1981).

Los fragmentos de raíz son un importante recurso del inóculo en muchos suelos, ya que se ha comprobado que pueden permanecer seis meses en suelos secos y conservar su infectividad, sin estar necesariamente relacionado con la presencia de vesículas (Smith y Read 1997).

Las hifas vivas son de gran importancia para iniciar una rápida colonización en las plántulas. Las conexiones hifales crecen de planta a planta, formando puentes hifales que pueden ser simples o muy ramificados que se aproximan a la raíz para formar múltiples colonizaciones (Smith y Read, 1997).

La colonización de la raíz puede ser iniciada a los pocos días de emergencia de la radícula por hifas en crecimiento de alguno de los tres recursos del inóculo y desde distancias de 13 mm. Las hifas no siempre tienen un crecimiento direccional hacia la raíz y la colonización de la raíz generalmente ocurre de las ramificaciones laterales de la hifa (Smith y Read, 1997).

La colonización comienza cuando la hifa penetra la raíz rodeando las paredes celulares de la epidermis, una vez adentro, penetra al interior de las células corticales y forma una estructura dicotómica llamada arbusculo (Figura 2) (Read, 1999; Srivastava *et al.*, 1996).

Los arbusculos son órganos especializados en el intercambio de sustancias entre los simbios, que se realiza mediante un potencial electroquímico de gradientes de pH, generado por una translocación de protones de ATPasas (Jennings, 1995; Michelet y Boutry, 1995, tomado de Guttenberger, 2000). Cuando se forma un arbusculo, el almidón de la célula invadida desaparece, al tiempo que el núcleo se alarga y divide. El ciclo de vida de un arbusculo típicamente comprende tres etapas: 1) una corta etapa con un rápido desarrollo, 2) otra corta etapa, en donde existe la maduración del arbusculo hasta la gran estructura ramificada y 3) la etapa de envejecimiento durante la cual el arbusculo se degenera, se colapsa y forma una masa entre la pared celular y la membrana plasmática de la célula vegetal. Después de que los arbusculos degeneran, los núcleos vuelven a su tamaño normal y el almidón suele reaparecer (Azcón y Barea, 1981; Guttenberger, 2000).

En el interior de la raíz también se pueden formar vesículas, que son estructuras singulares con una gran cantidad de núcleos y lípidos y que probablemente sirvan como almacén para el desarrollo de estructuras fúngicas dentro de la raíz (Figura 2) (Srivastava *et al.*, 1996; Read, 1999).

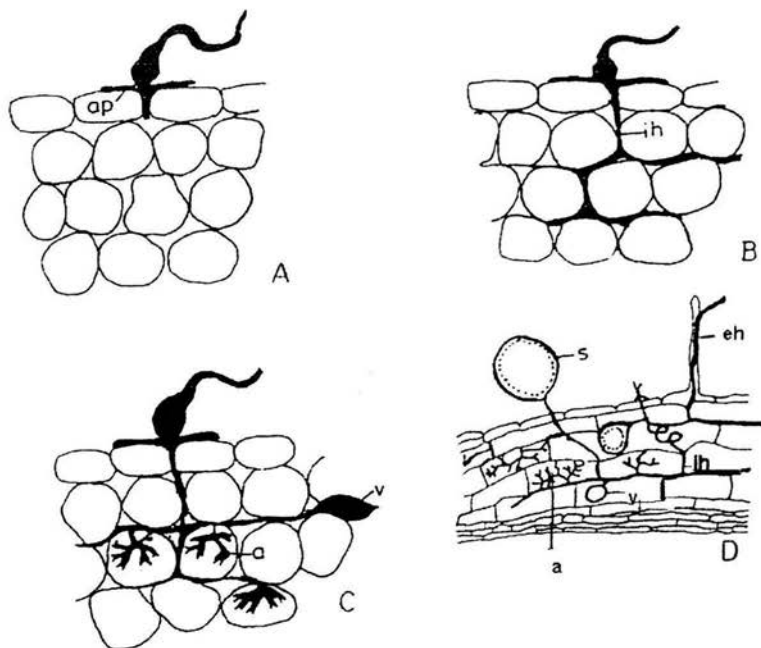


Figura 2.- Establecimiento y formación de la micorriza arbuscular (A) penetración de la hifa en la superficie de la raíz (ap), (B) Hifa intercelular en la corteza radicular (ih), (C) Arbúsculos intracelulares en las células corticales y formación de la vesícula intercelular (v), (D) HMA totalmente desarrollado con espóra (s) hifa intercelular (ih), arbúsculos (a), vesículas (v) e hifa extraradical (eh) (Srivastava *et al.*, 1996).

3.- Restauración Ecológica

Se conoce por restauración ecológica a la inducción del proceso de reconstrucción de un sistema ecológico deteriorado, hasta establecer las condiciones que propicien el automantenimiento y la evolución de una comunidad biótica acoplada a su ambiente. El objetivo de inducir la restauración de un sitio es reconstruir la estructura, el funcionamiento, la diversidad y la dinámica del ecosistema en particular, acelerando un proceso que podría tardar siglos mediante una regeneración natural (Monroy, 2002).

México es un país megadiverso y se encuentra dentro del grupo de los doce países con mayor diversidad biológica; del total de su territorio cerca del 60% se encuentra conformado por zonas áridas y semiáridas, en donde se concentra una parte importante de la biodiversidad mexicana, con un total de cerca de seis mil especies, incluyendo un gran número de endemismos. Sin embargo, la mayor parte de estas zonas tienen algún grado de deterioro debido principalmente a la erosión de los suelos causada por la pérdida de la vegetación original (Montaño y Monroy, 2000). Por lo que un programa de restauración ecológica para regenerar, preservar y aprovechar de manera sustentable la biodiversidad de estos ecosistemas es de vital importancia.

4.- Relaciones Hídricas de las Plantas

La eficiencia en el uso del agua se puede definir como la proporción de producción de materia seca producida respecto al consumo de agua (Salisbury y Ross, 1994); ésta resulta muy importante, sobre todo cuando el abastecimiento de agua es limitado. En condiciones óptimas se emplean de 200 a 500 unidades de masa de agua para producir una unidad de materia seca (Nobel, 1983).

Algunas plantas desarrollaron, en el curso de la evolución un metabolismo ácido de las crasuláceas o plantas CAM (por sus siglas en inglés), el cual les permite almacenar dióxido de carbono en forma de ácidos orgánicos por la noche y convertirlo en carbohidratos durante el día, lo cual tiene por resultado una producción eficiente de materia seca. El método más prometedor para obtener una eficiencia mayor en el uso del agua no consiste en reducir el uso de la misma, sino en fomentar la producción de materia seca (Kramer, 1974).

En este caso la simbiosis micorrícica puede aumentar la eficiencia en el uso del agua, debido a que facilita la absorción de nutrimentos minerales para la planta y por lo tanto aumenta la cantidad de materia seca producida por unidad de agua utilizada (Augé, 2001).

La transpiración es el factor dominante de las relaciones hídricas de la planta, porque la evaporación de agua produce el gradiente de energía que provoca el movimiento de agua dentro y a través de las plantas. Además, la

transpiración causa casi diariamente déficits momentáneos de agua foliar y cuando se seca el suelo causa retraso en la absorción respecto a la pérdida de agua y se producen déficits hídricos, que si son permanentes, causan daños y hasta muerte por desecación (Taiz y Zeiger, 2002).

El potencial hídrico es el potencial químico del agua en un sistema o parte de un sistema (expresado en unidades de presión), comparado con el potencial químico del agua pura a la presión atmosférica y a la misma temperatura, el cual se toma como referencia y es, por definición, igual a cero (Salisbury y Ross, 1994), y sirve para saber el estatus hídrico de las plantas o qué tanta agua tienen disponible para desarrollar sus funciones (captura de CO₂, turgencia, traslocación, crecimiento celular y tisular).

5.- *Opuntia streptacantha*

El género *Opuntia* está compuesto de plantas arbustivas o arbóreas, a veces rastreras, con artículos crasos, encadenados, aplanados o cilíndricos, verdes, cubiertos con una capa cerosa; hojas efímeras, de 0.5 a 2 cm de largo, tubuladas, cuspidadas; tubérculos más o menos marcados, terminando en una areola provista de lana, glóquidas retrobarbeladas, cerdas, espinas setosas o rígidas; tubo muy corto; perianto con segmentos de colores vivos; fruto con paredes delgadas o gruesas, paredes exteriores con aréolas provistas de lana, glóquidas, a veces cerdas y espinas; semillas envueltas de un arilo desarrollado desde el funículo, hilo basal o lateral. Existen unas 300 especies ampliamente distribuidas desde Canadá hasta Argentina y Chile (Rzedowski y Calderón, 2001).

Opuntia streptacantha Lem (Figura 3). Es una planta arborescente de 2 a 5 m de altura, glabra, con tronco de hasta 45 cm de largo y de ancho, con una corteza casi lisa, muy ramificada, de copa redondeada; artículos adultos angostamente abovados, de 20 a 30 cm de largo, 12 a 23 cm de ancho y 3 a 4 cm de espesor, verde oscuro-grisáceos, recubiertos de espesa capa de cera; areolas dispuestas en aproximadamente 11 series de espirales, distantes a aproximadamente 3 cm entre sí, abovadas a elípticas, de aproximadamente 4 mm de largo, lana castaña pasando a negruzca en la parte inferior de la areola, glóquidas castaño-amarillentas algo rojizas, de alrededor de 2 mm de largo, conniventes en la parte superior de la areola, espinas 1 a 4, rígidas, de diferentes grosores, ausentes en algunas areolas inferiores, las superiores generalmente ascendentes y las demás encorvadas y algo reflejas, hasta 3 cm de largo, las dispuestas en los bordes, aplanadas y torcidas, no diferenciadas en radiales y centrales, blancas con la base grisácea amarillenta y el ápice ambarino, translúcido; flores de 5 a 8 cm de largo y de ancho en la antesis, pericarpelo de aproximadamente 3 cm de largo y aproximadamente 2 cm de ancho, obovoide a elipsoide, ligeramente tuberculado y reticulado, con areolas dispuestas en 5 a 6 series de espirales, distantes aproximadamente 5 mm entre sí, las areolas abovadas, de aproximadamente 1 mm de largo, sin espinas, con glóquidas rojizas

pasando a negruscas, de 1 a 3 mm de largo, lana rojiza; segmentos exteriores del perianto deltoides, cortamente apiculados, bordes enteros, de aproximadamente 7 mm de largo y base de igual ancho, verdes con tintes rojizos, segmentos interiores espatulados, ápice cortamente apiculado a escotado o recto, margen entero, de \pm 4.5 cm de largo y 2 mm de ancho en la parte superior, amarillos con estria mediana con tintes rojizos; filamentos de 1.1 cm de largo, amarillos con ligeros tintes verdosos en la parte inferior, pasando a rosado-rojizos cuando la flor seca; estilo cuneiforme, de aproximadamente 5 mm de largo, lineales, verdes claros; fruto elipsoide, con cicatriz floral profunda, de aproximadamente 6 cm de largo y aproximadamente 4 cm de ancho, rojo carmesí, paredes exteriores con areolas dispuestas en aproximadamente 6 series de espirales, sin espinas, con lana y glóquidas cortas, rojizas, paredes interiores delgadas; semillas discordes a triangulares, con arilo lateral ancho, envueltas por jugosos funículos. "Nopal cardón", "nopal de tuna colorada", "tuna cardona", "tuna mansa". Ampliamente distribuida en el Valle de México. Altitud 2300-2700 m, tipo de vegetación: matorrales xerófilos. Habita desde Chihuahua y Coahuila al Estado de México (Rzedowski y Calderón, 2001).



Figura 3.- *Opuntia streptacantha* Lem. ubicada en la localidad de Xitzio, municipio de Santiago de Anaya estado de Hidalgo.

ZONA DE ESTUDIO

Las semillas de *Opuntia streptacantha* fueron recolectadas en la localidad de Xitzio, ubicada en las coordenadas: 20°22'30" de latitud norte y 98°56'13" de longitud oeste, del Valle de Actopan. El suelo utilizado para hacer la mezcla suelo-arena 1:1 utilizada en las unidades experimentales fue recolectado en el municipio de Santiago de Anaya, también localizado en el Valle de Actopan, Hidalgo (Figura 4), específicamente en las coordenadas: 20°23'28" de latitud norte y 99°01'22" de longitud oeste.

El Valle de Actopan forma parte del Valle del Mezquital, el cual es una de las 5 grandes regiones en las que se presentan zonas semiáridas en Hidalgo, las restantes son Barranca de Tolantongo, Barranca de Meztlán, Cuenca del Río Estórax y valles pequeños alrededor del Río Pánuco (Rzedowski, 1978). El Valle del Mezquital, está formado, a su vez, por los Valles de Actopan, Tula, Ixmiquilpan y Mixquihuala.

Los tipos de clima presentes en la región son $BS_1K(w)w(i)g$ y $BS_0k(w)w(i)g$ semiáridos templados con lluvias en verano y un periodo de sequía intraestival. Ambos climas tienen temperatura media anual entre 16° y 20°C y 550 mm de precipitación media anual (García y Monroy, 1999)..

El municipio de Santiago de Anaya se localiza entre los paralelos 20°21' y 20°25' latitud norte y 98°54' y 98°11' longitud oeste, a una altitud de 2059 msnm. Limita al norte con los municipios de Cardonal, Ixmiquilpan y Meztitlán; al sur con San Salvador y Actopan; al oeste con Chilcuautla, Ixmiquilpan y San Salvador; al este con la Sierra de Actopan. Tiene 36,610 hectáreas de superficie total, la cual tiene como usos principales la agricultura de riego, agricultura de temporal y agostadero, en el cual se practica la ganadería extensiva con ganado caprino-ovino

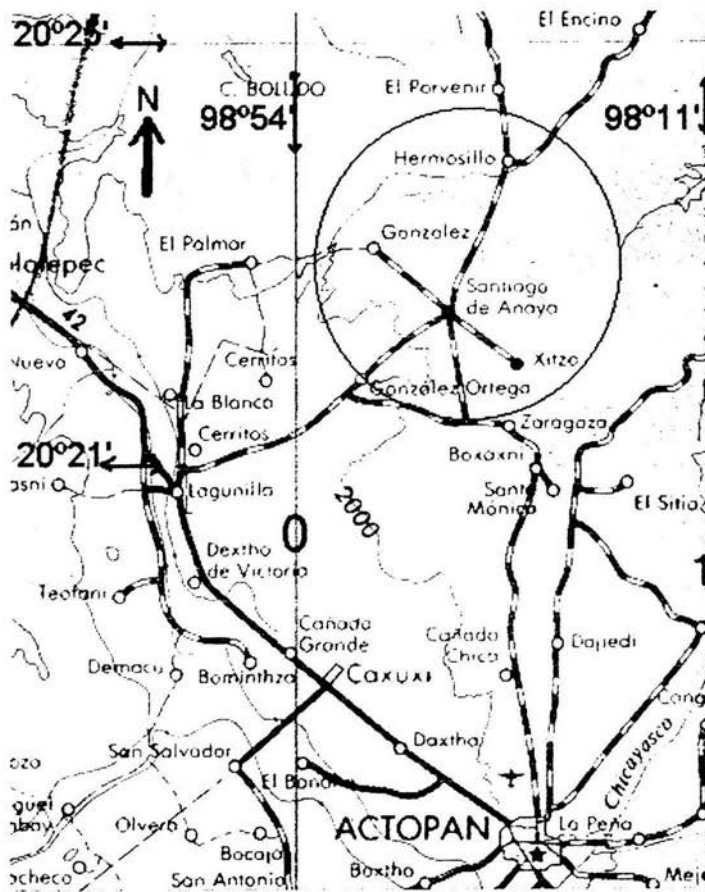


Figura 4.- Mapa de localización del municipio Santiago de Anaya, Estado de Hidalgo

En el cuadro 1 se muestran las propiedades físicas del suelo proveniente de Santiago de Anaya, el cual fue utilizado en las unidades experimentales. El cuadro 2 muestra las propiedades químicas del suelo de la misma localidad determinadas por Escalante (1995).

| Propiedades físicas | |
|--|-------------------|
| Color | |
| Seco | Gris rosáceo |
| Húmedo | Marrón muy oscuro |
| Densidad Aparente (g/cm ³) | 1.21 |
| Densidad Real (g/cm ³) | 2.57 |
| % Limo | 27.32 |
| % Arena | 34.57 |
| % Arcilla | 38.11 |
| Textura | Franco arcillosa |
| % Materia Orgánica | 2.93 |

Cuadro 1.- Propiedades físicas del suelo proveniente del municipio de Santiago de Anaya

| Propiedades químicas (Escalante, 1995) | |
|--|-------|
| Calcio (Ca) (ppm) | 4.186 |
| Potasio (K) (ppm) | 181 |
| Sodio (Na) (ppm) | 63 |
| Magnesio (Mg) (ppm) | 553 |
| Fósforo (P) (ppm) | 13 |
| Amonio (NH ₄) (ppm) | 15 |
| pH | 8.4 |
| Conductividad eléctrica (CE) (dS/m) | 0.18 |

Cuadro 2.- Propiedades químicas del suelo proveniente del municipio de Santiago de Anaya

PROBLEMÁTICA Y JUSTIFICACIÓN

El nopal cardón (como se le conoce comúnmente a *Opuntia streptacantha*) forma, junto con *Zaluzania augusta* y *Mimosa biuncifera*, una asociación dominante en el matorral crasicale, que se extiende a través de Guanajuato, Querétaro e Hidalgo hasta llegar al Valle de México (Rzedowski, 1978). Es una especie importante en las regiones áridas y semiáridas de México, ya que funciona como planta nodriza, condensando con sus espinas la humedad atmosférica que se presenta como neblina en algunos periodos, la cual cae al suelo proporcionando la humedad necesaria para que otras plantas subsistan. Además, la sombra que produce la nodriza protege a estas mismas plantas contra el exceso de radiación solar.

Opuntia streptacantha además de ser una especie altamente adaptada a condiciones de sequía, es arborescente, se conserva siempre verde, debido a la gran cantidad de espinas que presenta es difícil de forrajear, debido a que sus raíces se extienden ampliamente tiene una gran capacidad de retener el suelo, y posee frutos dulces y jugosos altamente valorados por los habitantes de estas zonas, por lo que se considera una especie potencialmente importante al realizar programas de restauración ecológica que contemplen tanto la reintroducción de la cubierta vegetal original, como el aprovechamiento por la comunidad en donde se encuentren. Sin embargo, llevar a cabo la reintroducción de especies vegetales en sitios perturbados se dificulta debido a la pérdida de suelo por erosión y a la falta de vegetación que aminore las condiciones extremas presentes en esas zonas, por lo que es necesario buscar métodos que garanticen el establecimiento y favorezcan el desarrollo de estas especies cuando son reintroducidas en sitios perturbados.

Esta especie y todas las cactáceas cuentan con un mecanismo de concentración de carbono separado temporalmente, con el cual únicamente en la noche se abren los estomas para fijar el CO₂ en forma de ácido málico y luego utilizarlo durante el día en la fotosíntesis, evitando de esta manera la pérdida excesiva de agua durante la transpiración (Gibson y Nobel 1990). Este tipo de metabolismo llamado CAM (crasulaceum acid metabolism) convierte a las especies que lo poseen en plantas altamente adaptadas a condiciones de sequía. Sin embargo, la germinación de las mismas se lleva a cabo en la época de lluvia y durante esta primera etapa de vida las cactáceas tienen un metabolismo C₃ con el cual pueden garantizar un crecimiento mucho más rápido que con un metabolismo CAM, ya que este último se ve limitado por la capacidad de almacenamiento de agua y carbono en la vacuola y por lo tanto su crecimiento es muy lento (Keeley y Rundel, 2003). Por esta razón las plántulas de las cactáceas son casi tan vulnerables como las demás especies a la escasez de agua durante la primera época de lluvia a la que se enfrentan.

La inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares puede ser una buena opción al realizar la reintroducción de plantas en las zonas áridas, ya que favorecen el desarrollo y las relaciones hídricas de múltiples especies cuando se

encuentran bajo condiciones de sequía (Mukerji, 1996; Augé, 2001). Sin embargo, se necesitan más estudios para obtener conclusiones definitivas. Por esta razón, es importante determinar el efecto que tiene la simbiosis micorrícica sobre el aprovechamiento del agua y la resistencia a la sequía en *Opuntia streptacantha*; esto con el fin de incrementar el porcentaje de establecimiento de esta especie, que por ser una de las especies dominantes de las zonas áridas y semiáridas de México, además de tener un gran valor económico debido a sus frutos dulces y jugosos, es de vital importancia al realizar programas de restauración ecológica de las áreas deterioradas

Las asociaciones micorrícicas se encuentran en aproximadamente el 79% de las monocotiledóneas y en el 83% de las dicotiledóneas que se han investigado, todas las gimnospermas se han reportado como micorrizables (Varma, 1998). Por esta razón, se considera que la probabilidad de que se dé la simbiosis entre hongos micorrizógenos y *Opuntia streptacantha* es muy alta.

Cuando el suelo se perturba o es parcialmente removido, ocurre una disminución en el número de propágulos de los hongos micorrizógenos, los cuales se concentran en los pocos centímetros superiores del suelo y alcanzan su concentración máxima en la rizósfera (Schwab y Reeves, 1981; Bellgard, 1993), por lo que las plantas que invaden las áreas perturbadas casi no forman micorizas (Miller, 1979; Reeves *et al.*, 1979; Janos, 1980, tomado de Cuenca *et al.*, 1998), el proceso sucesional se retarda y la recuperación del sitio afectado puede ser seriamente afectada. En estos casos la recuperación de las áreas degradadas sólo es posible si los propágulos son reintroducidos por procesos naturales o por intervención humana (Cuenca *et al.*, 1998; Richter *et al.*, 2002).

Las zonas áridas y semiáridas de México ocupan el 60% de su territorio (Montaño y Monroy, 2000); en estos lugares el principal factor limitante es la escasez de agua, debido a la baja precipitación en estas zonas, a la irregularidad de las lluvias y a la alta evaporación que existe en el suelo. Esto dificulta el establecimiento de nuevas plántulas, sobre todo cuando se lleva a cabo la reintroducción de especies nativas.

Por esta razón, la presente investigación se planteó para resolver las siguientes preguntas:

- ¿La inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares le proporciona a *Opuntia streptacantha* mayor resistencia contra la sequía?
- ¿Cómo influye la micorización en el crecimiento de la plántula (altura y diámetro)?
- ¿La micorización de esta especie representa una ventaja para el vegetal, de tal forma que aumente el porcentaje de sobrevivencia de las plántulas en condiciones de invernadero?
- ¿Cuál es la influencia de la micorización de *Opuntia streptacantha* sobre la eficiencia en el uso del agua y en el potencial hídrico de la misma?

HIPÓTESIS

Los hongos micorrizógenos arbusculares incrementan la absorción de agua y nutrimentos de los vegetales y, por lo tanto, aumentan la resistencia a la sequía de las plantas con las que establecen simbiosis. Por ello, se espera que la inoculación con HMA proporcione a *Opuntia streptacantha* un mayor porcentaje de sobrevivencia e incremente el desarrollo de las plántulas de esta especie sometidas a condiciones de sequía, lo cual se verá reflejado en una mayor tasa de crecimiento, un aumento del potencial hídrico, un incremento de la biomasa de las plántulas y en una mayor eficiencia en el uso del agua.

OBJETIVOS

General:

Determinar el efecto de la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares sobre el desarrollo de plántulas de *Opuntia streptacantha* sometidas a sequía, bajo condiciones de invernadero.

Particulares;

Determinar si la simbiosis entre hongos micorrizógenos arbusculares y *Opuntia streptacantha*, representa una ventaja para el desarrollo vegetal en sustratos con baja disponibilidad hídrica, al favorecer un incremento en la captación de agua por parte de la planta.

Determinar si la simbiosis micorrizógena arbuscular favorece la sobrevivencia de *O.streptacantha*.

Determinar si la inoculación de hongos micorrizógenos arbusculares favorece el crecimiento de *Opuntia streptacantha* (altura y diámetro).

Determinar el efecto que tiene la inoculación con HMA sobre la eficiencia en el uso del agua en *Opuntia streptacantha*.

Determinar el efecto que tiene la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares sobre el potencial hídrico de plántulas de *Opuntia streptacantha*.

MÉTODO

1.- Preparación de Unidades Experimentales

El primer paso fue esterilizar en autoclave (a 95 °C) durante una hora, una mezcla de suelo procedente del municipio de Santiago de Anaya, Hidalgo, con arena sílica en una proporción 1:1, en suficiente cantidad para preparar 120 macetas, las cuales estuvieron constituidas por recipientes de unicel de medio litro cuyas medidas fueron de 11.5 cm en el diámetro mayor, 9 cm en el diámetro menor (la base) y 7.5 cm de altura (Figura 5). Del total, a 50 macetas se les adicionaron 700 g de suelo estéril y a 50 macetas 600 g de suelo estéril mas 100 g de inóculo micorrízico masificado a partir de HMA nativos del Valle de Actopan Hidalgo, el cual fue masificado anteriormente con jitomate (*Lycopersicon esculentum*) y pasto Rye grass (*Lolium multiflorum*) en el invernadero de la FES Zaragoza y que contenía 150 esporas por cada cien gramos de suelo, mas 10 macetas con 750 g de suelo estéril y 10 con 650 g de suelo estéril mas 100 g de inóculo.

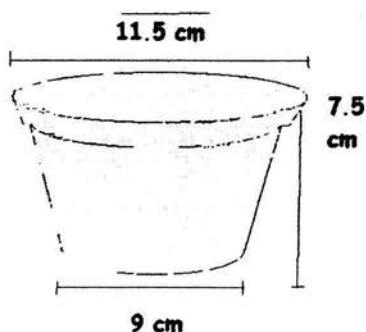


Figura 5.- Dimensiones de las unidades experimentales

2.- Germinación de Semillas

Las pruebas de germinación se llevaron a cabo en un lote de 800 semillas de *Opuntia streptacantha*, previamente desinfectadas con hipoclorito de sodio al 5% durante 5 minutos. La germinación de las semillas se realizó colocando 800 semillas de *Opuntia streptacantha* provenientes de Xitzio Hidalgo, previamente escarificadas en ácido sulfúrico concentrado durante 3 minutos y en agua a 80 °C durante 60 segundos; este método se estableció después de varias pruebas, ya que las semillas eran recién recolectadas y presentaban latencia física y muy bajo porcentaje de germinación (Camacho, 2000). Posteriormente las semillas se colocaron en cajas petri con un sustrato a base de agar al 10%, a una temperatura de 30 °C, hasta la emergencia de la radícula. Una vez que las semillas germinaron 200 plántulas fueron trasplantadas a semilleros con 50 g de mezcla estéril de

arena sílica y suelo 1:1. Posteriormente se seleccionaron las 100 mejores plántulas y se trasplantaron en cepellón (para evitar el daño a las raíces) a las unidades experimentales preparadas previamente.

3.- Montaje del Experimento

El siguiente paso fue dividir y etiquetar el grupo de 50 plántulas sin inóculo en dos grupos de 25 plántulas (M-seco y M-húmedo) y el grupo de 50 plántulas con inóculo en dos grupos de 25 (M+seco y M+húmedo). Las veinte macetas restantes también se dividieron en cuatro grupos de 5 macetas dos (M-) y dos (M+) y se etiquetaron.

En el cuadro 3 se muestra el tratamiento de riego que se aplicó dos veces por semana a las 120 macetas

| TRATAMIENTO | | RIEGO SEMANAL (%DE AGUA DEL SUELO A CAPACIDAD DE CAMPO) | |
|-------------|---------------------|---|--------------|
| | | SEMANA 1 (reserva hídrica) | SEMANAS 2-21 |
| SECO | M+S 25 plántulas | 100% | 50% |
| | M-S 25 plántulas | 100% | 50% |
| HUMEDO | M+H 25 plántulas | 100% | 100% |
| | M-H 25 plántulas | 100% | 100% |

Cuadro 3.- Cantidad de agua del suelo a la que se sometieron los cuatro tratamientos a lo largo del experimento.

La cantidad de agua que se repuso en cada riego fue únicamente la necesaria para llevar la humedad del suelo a los niveles indicados en el cuadro 3. Para realizar esto primero se determinó la cantidad de agua necesaria para llevar al suelo de las macetas a capacidad de campo, posteriormente se pesaron al azar 10 macetas para los tratamientos secos y 10 para los tratamientos húmedos, después se calculó el promedio de agua perdida por evapotranspiración (pesando las macetas antes de cada riego para obtener el agua perdida por diferencia de peso) y se repuso la cantidad calculada en las 60 macetas de cada tratamiento (seco y húmedo), respectivamente. Al final del experimento, la cantidad total de agua irrigada fue de 1635 ml para los tratamientos secos y de 2734 ml para los tratamientos húmedos (por unidad experimental), lo que equivale a 198 y 331 mm de H₂O respectivamente.

Este tratamiento se aplicó a las 120 macetas. Las 20 macetas sin plántula (control del riego) fueron utilizadas para determinar la transpiración de las plántulas.

4.- Transpiración de las Plántulas

La transpiración de las plántulas se calculó restando a la evaporación del control, la evapotranspiración real media en el mismo periodo de tiempo, que es el total de agua perdida por evaporación y transpiración de la plántula, en las 25 macetas de cada uno de los cuatro tratamientos:

$$TP = ETR - EC$$

En donde.

TP = Transpiración de la planta

ETC = Evapotranspiración real

EC = Evaporación del control

La evapotranspiración real es la cantidad de agua pérdida semanalmente por evaporación del suelo de la maceta mas la transpiración de la planta, y se calculó pesando a las macetas después del riego y restando el peso de las mismas antes del riego de la semana siguiente:

$$ETR = PIS - PFS$$

En donde:

PIS = Peso al inicio de la semana (después de cada riego)

PFS = Peso al final de la semana (antes del riego siguiente)

La evaporación del control EC se determinó de la misma manera pero utilizando las 20 macetas del control de riego únicamente.

$$EC = PCIS - PCFS$$

En donde.

PCIS = Peso del control al inicio de la semana (después de cada riego)

PCFS = Peso del control al final de la semana (antes del riego siguiente)

5.- Parámetros del desarrollo vegetal

A partir de la primera semana, se midió semanalmente la altura y el diámetro de las plántulas con un vernier. También se determinó cualitativamente la tolerancia de las plántulas a las condiciones a las que se sometieron (sequía-humedad), anotando el nivel de tolerancia reflejado en su apariencia con base en la siguiente escala: 0 (intolerante o muerta), 1 (casi intolerante), 2 (poco tolerante), 3 (regularmente tolerante), 4 (ligeramente tolerante), 5(tolerante).

Los parámetros utilizados para considerar los diferentes niveles de estrés fueron: a) tolerante (5) espinas blancas, largas y gruesas, turgencia y color verde claro, b) ligeramente tolerante (4) espinas nuevas pequeñas, delgadas y rojizas, turgencia media y color verde claro, c) regularmente tolerante (3) espinas nuevas pequeñas, delgadas y rojizas, turgencia media y color verde oscuro, d) poco tolerante (2) espinas nuevas delgadas pequeñas y rojizas o sin crecimiento de espinas o de la plántula, poca turgencia, color muy oscuro, café o violeta, e) casi intolerante (1) sin crecimiento de la plántula o de espinas, sin turgencia aparente, plántula curvada debido a la deshidratación, color negro, o en el caso de las plántulas contaminadas por parásitos, la mitad inferior de la plántula color café claro, tejido hinchado con epidermis casi transparente y la mitad superior sin turgencia aparente, color negro o café muy oscuro y curvado debido a la deshidratación, f) intolerante o muerta (0) plántula marchita, sin turgencia y con tejido necrosado.

Después de la semana número 22 se determinó el porcentaje de sobrevivencia y se sacrificaron cinco plántulas por cada tratamiento para determinar la tasa de crecimiento, la biomasa, el potencial hídrico, la eficiencia en el uso del agua y el porcentaje de colonización micorrízica.

6.- Porcentaje de Sobrevivencia:

Para calcular el porcentaje de sobrevivencia se dividió el número de plántulas sobrevivientes (por cada uno de los cuatro tratamientos) al final del experimento, entre el número inicial de individuos (25)

$$\% \text{ Sobrevivencia} = PS / PI$$

En donde:

PS = Número de plántulas al final del experimento

PI = Número de plántulas al inicio del experimento

7.- Tasa de Crecimiento:

Para calcular la tasa de crecimiento primero se calculó el promedio general de crecimiento en cada uno de los cuatro tratamientos para posteriormente aplicarle logaritmo natural y dividirlo entre el número de semanas que duró el experimento

$$TCR = \frac{\text{Log}(L_2) - \text{Log}(L_1)}{T_2 - T_1}$$

En donde:

TCR = Tasa relativa de crecimiento

L_2 = Altura final

L_1 = Altura inicial

T_2 = (tiempo final) Número de semanas al final del experimento

T_1 = (tiempo inicial) = 0

8.- Eficiencia en el Uso del Agua (WUE)

Cuando los estomas de las plantas se abren para obtener el CO_2 necesario para llevar a cabo la fotosíntesis, resulta inevitable la pérdida de agua. La eficiencia en el uso del agua es un parámetro utilizado para medir el número de unidades de CO_2 fijadas por el número de unidades de agua perdidas (costo).

$$WUE = \frac{\text{Masa de } \text{CO}_2 \text{ fijada (biomasa seca)}}{\text{Masa de } \text{H}_2\text{O irrigada}}$$

Las unidades de WUE más comúnmente usadas son $\text{g } \text{CO}_2 (\text{Kg } \text{H}_2\text{O})^{-1}$ (Nobel, 1983). Para llevar a cabo esta determinación, se midió semanalmente la cantidad de agua evapotranspirada por cada uno de los cuatro tratamientos. El siguiente paso fue sacrificar 5 plántulas por tratamiento como mínimo, pesar y posteriormente se calculó la biomasa en peso seco dejando secar en la estufa a 50°C durante 48 horas, el último paso fue dividir los gramos de masa seca obtenida entre el total de agua irrigada en las macetas a lo largo del experimento.

9.- Potencial Hídrico

Para determinar el potencial hídrico de la plántula se utilizó la cámara de Schollander (Figura 6), para lo cual se sacrificaron 5 plántulas por tratamiento, cortando la parte aérea desde la base del tallo, esta se colocó en un tapón de goma, el cual se insertó en la cabeza del aparato de modo que la plántula quede de cabeza y dentro de la cámara y la base del tallo pase a través del tapón hacia el exterior (el tapón sirve para evitar que el gas inerte, en este caso nitrógeno, escape de dentro de la cámara); posteriormente se aseguró la cabeza de la

cámara girándola para que quede sellada (como una autoclave), una vez realizado esto se inyectó nitrógeno gaseoso a presión para, posteriormente, abrir lentamente la válvula que deja pasar al gas hacia la cámara, hasta el punto de generar una presión que induce la formación de una burbuja en la base del tallo de la plántula, en este momento se detiene el flujo del gas y se toma la lectura de la presión a la que se formó la burbuja (las unidades de presión que tiene la cámara son libras por pulgada cuadrada y bar), para posteriormente convertir estas unidades a mpa (Taiz y Zeiger, 1990).

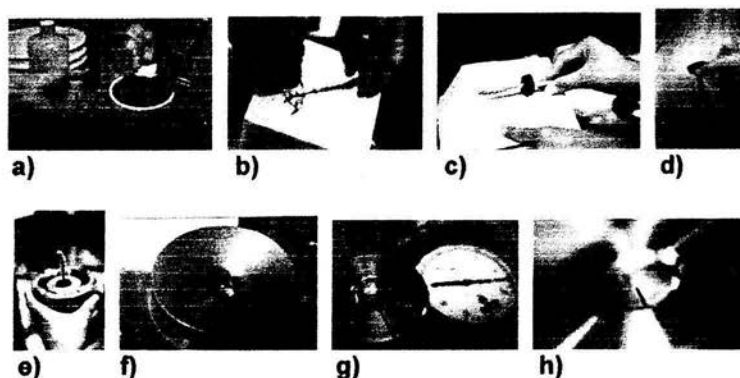


Figura 6.- Determinación del potencial hídrico de las plántulas de *Opuntia streptacantha* mediante la Cámara de Schollander a) Extracción de la plántula de la unidad experimental, b) Separación de la parte aérea, c) y d) Colocación de la plántula en el tapón, e) Colocación del tapón en la tapa de la cámara, f) Ajuste de la tapa en la cámara, g) y h) Funcionamiento del mecanismo y lectura del manómetro

10.- Porcentaje de Colonización Micorrícica

Para determinar el porcentaje de colonización micorrícica, se utilizó la técnica de Phillips y Hayman (Ferrera *et al.*, 1993) modificando el uso de una autoclave por un horno de microondas. En esta técnica se extrae la raíz completa de la plántula y se lava perfectamente, posteriormente se coloca en hidróxido de potasio al 10% y se calienta (en el microondas) por periodos de 25 segundos cambiando el hidróxido cada vez que se vea turbio, hasta que no se ensucie de nuevo al calentar (clareo), el siguiente paso es enjuagar con agua destilada y agregar peróxido de hidrógeno al 10% durante 3 minutos (blanqueo), una vez terminado este tiempo se enjuaga nuevamente con agua destilada y se agrega ácido clorhídrico al 10% durante 3 minutos (acidificación), el siguiente paso es quitar el exceso de ácido y sin enjuagar se agrega en una solución de azul de tripano al 5% en lactoglicerol, calentando 25 segundos, dejando enfriar y volviendo a calentar 25 segundos, posteriormente se retira el exceso de azul de tripano y si quedan sobreteñidas las raíces, se quita el exceso de colorante enjuagando con

lactoglicerol (tinción); el último paso es el montaje en las laminillas, éste se realiza cortando pedazos de ± 1 cm de raíz y colocándolos paralelamente en las laminillas hasta un total de diez por laminilla; se deben preparar cuando menos tres laminillas, posteriormente se observan en el microscopio y se cuenta el número de secciones colonizadas y con arbusculo y se divide entre el número de secciones totales multiplicando por cien para obtener el porcentaje de colonización micorrícica.

$$\% \text{ colonización micorrícica} = SC / TS$$

En donde

SC = Segmentos colonizados

TS = Total de segmentos

Cabe resaltar que para determinar el potencial hídrico, la eficiencia en el uso del agua y el porcentaje de colonización micorrícica se utilizaron cinco plántulas por tratamiento por lo que sumaron en total veinte. La manera en la que se cosecharon fue la siguiente: 1) extracción de la plántula de la maceta, 2) lavado de la raíz, 3) separación de la parte aérea de la raíz, 4) pesado de la parte aérea en la balanza analítica, 5) pesado de la raíz, 6) determinación del potencial hídrico, 7) separación de una sección de la raíz para tinción y otra para deshidratación, 8) pesar nuevamente cada una de las secciones de la raíz 9) poner a deshidratar la raíz y la parte aérea en la estufa a 50°C durante 48 horas, 10) tinción de las raíces 11) pesar raíz y plántulas deshidratadas 12) calcular con regla de tres el peso total de la raíz deshidratada (tomando en cuenta que una sección se utilizó para determinar el % de colonización).

11.- Propiedades Físicas y Químicas del Suelo

Las propiedades físicas que se determinaron para este experimento y los métodos empleados fueron color (tablas Munsell), densidad aparente por el método de la probeta, densidad real con el picnómetro, textura por el método bouyoucos, pH con relación agua-suelo 1:2 por método potenciométrico (Ferrera *et al.*, 1993), los valores de las propiedades químicas fueron tomadas de la tesis de licenciatura realizada por Escalante (1995).

12.- Análisis estadísticos.

El diseño experimental es una ANOVA de dos factores, micorrización contra riego, que se compone de cuatro tratamientos con veinticinco repeticiones cada uno. Los análisis estadísticos se realizaron mediante los programas STATGRAFICS plus 4.0 y Microsoft Excel XP.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El experimento se realizó en un invernadero orientado de Norte a Sur, con ventanas abiertas, del 16/Octubre/2002 al 14/Marzo/2003 abarcando un total de 21 semanas, la temperatura y humedad, máximas y mínimas presentadas a lo largo del experimento, se muestran en las figuras 7 y 8 respectivamente.

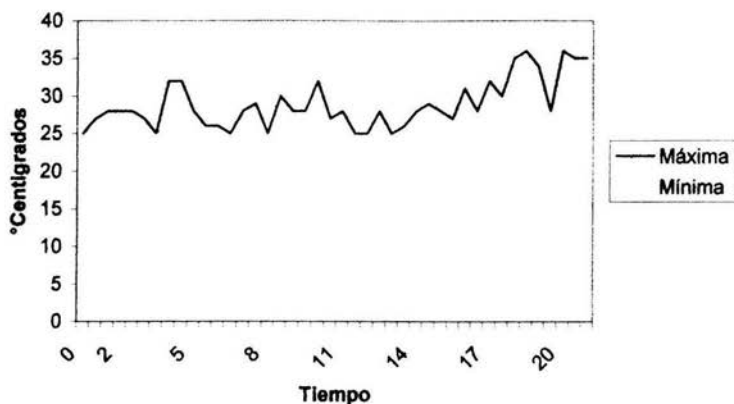


Figura 7.- Temperatura registrada durante el periodo de estudio (octubre-marzo)

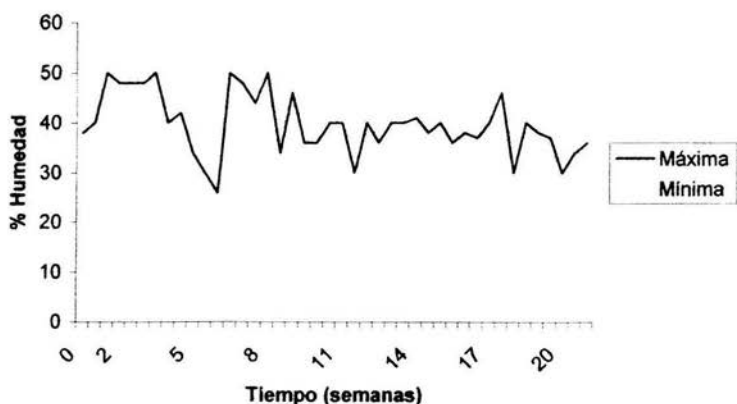


Figura 8.- Humedad relativa registrada en el invernadero durante el periodo de estudio (octubre-marzo)

1.- Germinación.

El porcentaje de germinación de las semillas de *Opuntia streptacantha*, fue bajo (Figura 9) debido a que las semillas de las zonas áridas generalmente presentan dormancia, que asegura la supervivencia de las especies después de épocas difíciles, además de que evita la germinación de las semillas después de lluvias ocasionales (Silvertown, 1988). En estudios realizados por Mandujano *et al.* (1997), demostraron que las semillas de la especie *Opuntia rastrera* presentan latencia primaria, en la cual el embrión se encuentra inmaduro, por lo que la tasa de germinación no varía significativamente cambiando el tipo de escarificación, sustrato o cantidad de luz, a que fueron sometidas, y solamente se incrementa el porcentaje de germinación con la edad de las semillas.

La dificultad para lograr la germinación de las semillas probablemente se debió a que fueron recolectadas en el mes de agosto del 2002 y la germinación se llevó a cabo entre agosto y septiembre del mismo año, por lo que el hecho de que se obtuviera un porcentaje de germinación tan bajo, se debió probablemente, a que las semillas presentaron latencia primaria o fisiológica. Sin embargo, la cantidad de plantas necesarias para llevar a cabo el experimento (Figura 10) se obtuvo gracias a la gran cantidad de semillas que se utilizaron para germinar.

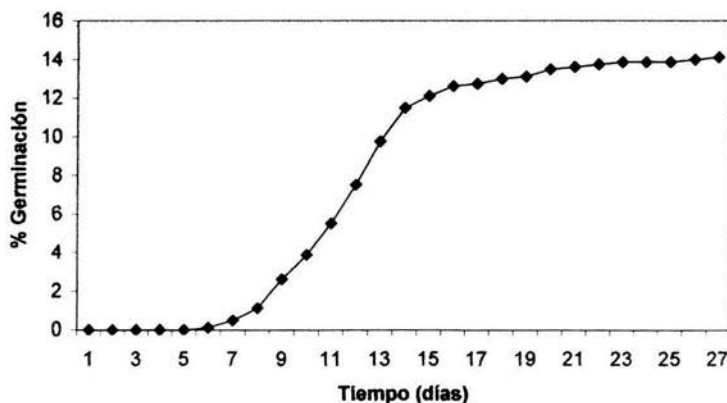


Figura 9.- Porcentaje de germinación de semillas de *Opuntia streptacantha*



Figura 10.- Plántulas de *Opuntia streptacantha* con edades de entre 15 y 45 días

2.- Supervivencia

La supervivencia entre los tratamientos fue como sigue: para los tratamientos que se encontraban bajo limitantes hídricos (M+S y M-S), se observó una supervivencia del 100%, mientras que los tratamientos que tenían agua a capacidad de campo (M+H y M-H) tuvieron diferencias significativas ($p \leq 0.05$ ANOVA) con porcentajes de supervivencia de 76 y 48% respectivamente (Figuras 11 y 12) (Cuadro 4). Esto probablemente fue debido a que las cactáceas son plantas con metabolismo ácido de las crasuláceas, altamente adaptadas a condiciones de sequía, cuentan con tejidos especiales con los que almacenan agua desde que son plántulas, por lo que desde muy temprana edad pueden resistir a un régimen hídrico limitado (Gibson y Nobel, 1990; Nobel, 1983); sin embargo, el hecho de tener un suelo constantemente húmedo favoreció la contaminación con hongos patógenos en los tratamientos M+H y M-H. A pesar de esto, la diferencia en supervivencia entre estos tratamientos probablemente se deba a que los hongos micorrizógenos funcionan como control biológico contra los patógenos del suelo, trabajo que desempeñan gracias a que mejoran la nutrición de las plantas, compiten con los patógenos por los sitios de colonización e infección, además de que inducen cambios anatómicos y morfológicos en las raíces, cambios en las poblaciones de microorganismos de la rizósfera e inducción local de los mecanismos de defensa de las plantas (Azcón y Barea, 1996; Abdel-Fattah y Mohamedin, 2000; Mansfeld-Giese *et al.*, 2002)

Las figuras 13 y 14 muestran a los individuos de los tratamientos húmedos muertos a lo largo del experimento.

| | # sobrevivientes | Total de individuos | % sobrevivencia |
|------------|------------------|---------------------|-----------------|
| M+S | 25 | 25 | 100 |
| M-S | 25 | 25 | 100 |
| M+H | 19 | 25 | 76 |
| M-H | 11 | 25 | 44 |

Cuadro 4.- Sobrevivencia de los cuatro tratamientos al final del experimento

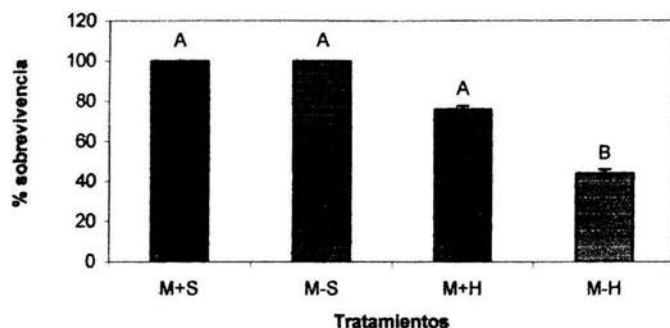


Figura 11.- Porcentaje de sobrevivencia de *O. streptacantha*

| |
|---|
| M+H = Tratamiento micorrizado húmedo |
| M-H = Tratamiento no micorrizado húmedo |
| M+S = Tratamiento micorrizado seco |
| M-S = Tratamiento no micorrizado seco |

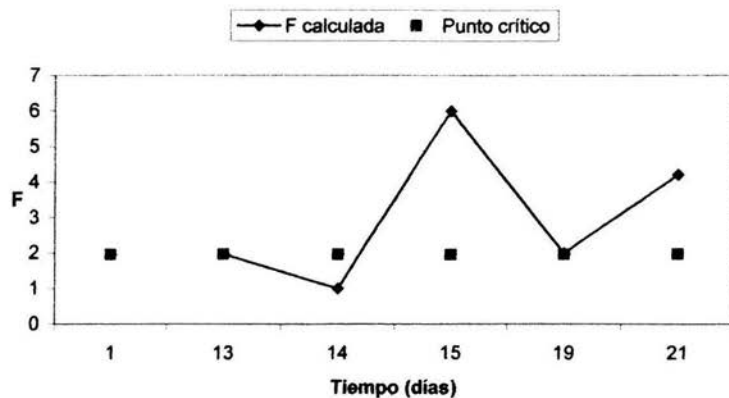


Figura 12.- Valores de F para la sobrevivencia de los tratamientos húmedos a lo largo del experimento obtenidos a partir de ANOVA ($p \leq 0.05$)



Figura 13.- Plántulas del tratamiento húmedo no micorrizado muertas a lo largo del experimento.



Figura 14.- Plántulas del tratamiento húmedo micorrizado muertas a lo largo del experimento.

3.- Colonización Micorrícica

En el cuadro 5 se muestran los porcentajes de colonización micorrícica obtenidos de cinco muestras por tratamiento tomadas al azar. Estos datos muestran una diferencia significativa ($p \leq 0.05$ ANOVA) (Figura 15) en la colonización micorrícica obtenida para el tratamiento seco micorrizado con los demás tratamientos y para el tratamiento húmedo micorrizado con los tratamientos no micorrizados. Esto no necesariamente significa un mayor grado de inoculación, ya que las raíces del tratamiento seco micorrizado fueron más pequeñas y con menos biomasa que las del tratamiento húmedo micorrizado, por lo que el área de infección fue menor. También podemos observar que la colonización en los tratamientos no micorrizados no fue significativa por lo que no alteró los resultados obtenidos.

| Tratamientos | M+S | M+H | M-H | M-S |
|------------------------|-----|-----|-----|-----|
| | 40 | 20 | 0 | 0 |
| | 60 | 20 | 0 | 10 |
| % Micorrización | 50 | 40 | 10 | 0 |
| | 90 | 25 | 5 | 5 |
| | 70 | 40 | 0 | 10 |
| Promedio | 62 | 29 | 3 | 5 |

Cuadro 5.- Valores del porcentaje de micorrización obtenidos para cada tratamiento

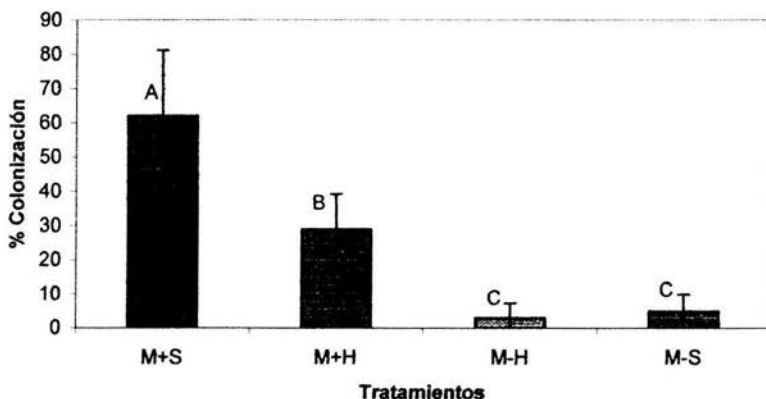


Figura 15.- Porcentaje de colonización micorrícica de los cuatro tratamientos

| |
|---|
| M+H = Tratamiento micorrizado húmedo |
| M-H = Tratamiento no micorrizado húmedo |
| M+S = Tratamiento micorrizado seco |
| M-S = Tratamiento no micorrizado seco |

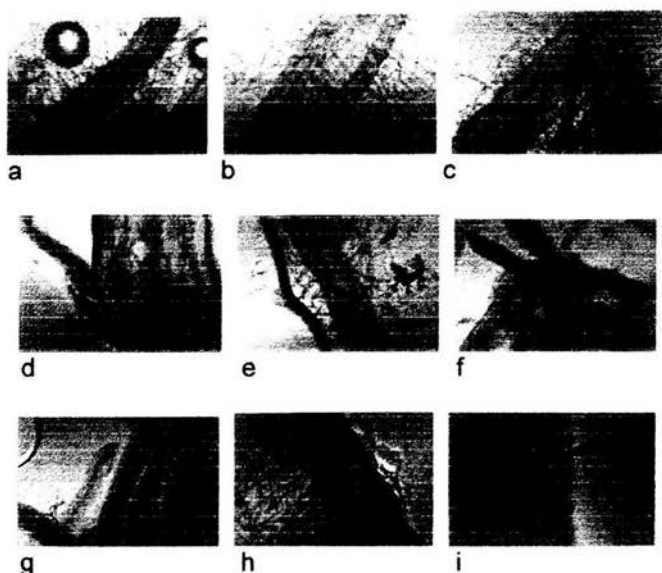


Figura 16.- Raíces de plántulas de *Opuntia streptacantha* colonizadas por hifas de hongos micorrizógenos (a, b y c), y vesículas (d y e), raíces finas colonizadas (f y g) e hifas de hongos micorrizógenos penetrando a la raíz (h y i).

4.- Transpiración.

En la figura 17 se muestra la evapotranspiración real (ETR) acumulada de los cuatro tratamientos. La gráfica no muestra diferencia aparente entre la ETR de los tratamientos húmedos y secos, esto se debe a que la transpiración de las cactáceas es limitada, debido a sus adaptaciones a ecosistemas áridos como el metabolismo CAM y su reducida área fotosintética, además, las temperaturas máximas en el invernadero no llegan a las presentes en el campo. Por esta razón la transpiración total del tratamiento micorrizado húmedo (M+H) fue de 2.8 mm más que del tratamiento no micorrizado húmedo (M-H) y del tratamiento micorrizado seco (M+S) fue de 1.7 mm más que del tratamiento no micorrizado seco (M-S), datos que no se alcanzan a percibir en esta gráfica ya que la ETR acumulada más alta fue de 324 mm.

La figura 18 muestra la transpiración acumulada de los cuatro tratamientos a lo largo de las 21 semanas. Esta gráfica muestra diferencias significativas entre el tratamiento micorrizado húmedo (M+H), y los demás tratamientos (M+S, M-H, M-S), también se muestra una diferencia entre la transpiración del tratamiento micorrizado seco (M+S) con el no micorrizado seco (M-S). La transpiración de las plantas, generada por la diferencia de potenciales hídricos entre la atmósfera-planta-suelo provoca la absorción de agua y nutrimentos por parte de las raíces.

Cuando el suministro de agua en el suelo es limitado, el movimiento de la misma hacia la raíz disminuye, como consecuencia también disminuye la transpiración, ya que la restricción de la absorción del agua provoca tensión hídrica en las hojas (y regiones fotosintéticas como los tallos de las cactáceas) y el cierre de los estomas (Nobel, 1983; Kramer, 1974), evitando de esta manera la pérdida excesiva de agua. Sin embargo, las hifas de los hongos micorrizógenos aumentan el área de absorción de agua por parte de las raíces, además de proporcionar nutrimentos minerales de difícil disponibilidad en el suelo, razón por la cual también incrementan la tasa fotosintética y aumentan la conducción estomática de la planta hospedera, incrementando, como consecuencia, la transpiración de la misma (Pedersen y David, 1996; Varma, 1998; Jakobsen, 1999; Read, 1999; Varma, 1999). Esto se refleja en los resultados del experimento, incluso en el tratamiento seco micorrizado (M+S) que transpiró aproximadamente la misma cantidad de agua que tratamiento húmedo no micorrizado (M-H), a pesar de que el agua disponible era aproximadamente la mitad en los tratamientos secos que en los húmedos.

El salto presente en la transpiración de los tratamientos micorrizados a partir de la sexta semana (Figura 18) se debe a que a partir de esa fecha se colocó una malla de nylon negro sobre el experimento, a modo de proporcionar una sombra que minimizara el impacto del sol sobre las plántulas, aunado a que se presentó un aumento en la temperatura y una disminución en la humedad en el invernadero a partir de la cuarta hasta la séptima semana (Figuras 7 y 8) esto provocó un aumento en la transpiración, debido a que disminuyó el potencial hídrico del aire (Taiz y Zeiger, 2002), sin embargo, esto sólo fue favorable para los tratamientos micorrizados, ya que la red hifal presente extendió el área de absorción de sus hospederos mientras que en los tratamientos no micorrizados la pequeña raíz desarrollada por las plántulas no les permitió aprovechar esta situación.

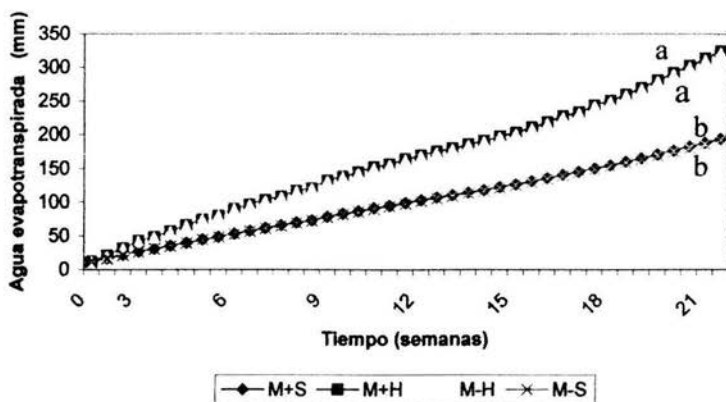


Figura 17.- Evapotranspiración real de los cuatro tratamientos a lo largo del experimento

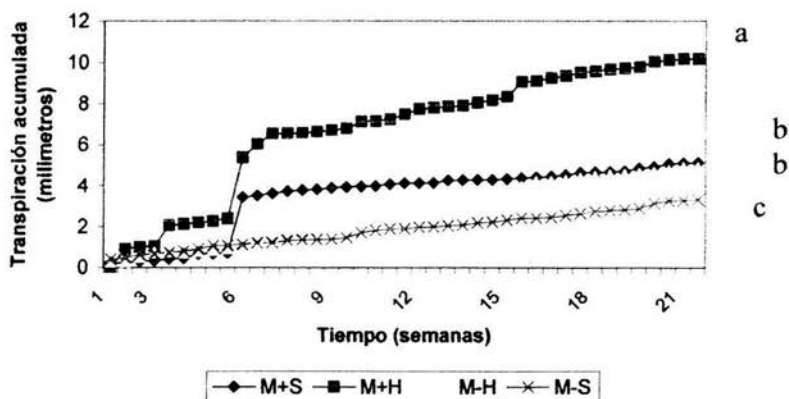


Figura 18.- Transpiración acumulada de los cuatro tratamientos a lo largo del experimento.

| |
|---|
| M+H = Tratamiento micorrizado húmedo |
| M-H = Tratamiento no micorrizado húmedo |
| M+S = Tratamiento micorrizado seco |
| M-S = Tratamiento no micorrizado seco |

5.- Biomasa y Eficiencia en el Uso del Agua (WUE)

Para la producción de biomasa aérea, (Figura 19 y 20) podemos observar que en el tratamiento húmedo micorrizado (M+H) se produjo una diferencia significativa ($p \leq 0.05$ ANOVA) en relación a los demás tratamientos. Una explicación a esto puede ser la encontrada por Rincón *et al.*, (1993); Freire *et al.*, (2000); Augé, (2001); Jackson *et al.*, (2002) que mencionan que los hongos micorrizógenos incrementan el potencial de su hospedero para explotar los recursos del suelo, además de alterar el intercambio de gases, potencial hídrico, el balance de reguladores del crecimiento (como el etileno que contribuyen con la tolerancia al estrés hídrico en las plantas) y con el aumento en la producción de biomasa. Sin embargo, para el tratamiento seco micorrizado no se encontró diferencia significativa ($p \leq 0.05$) con en el tratamiento húmedo no micorrizado (M-H) y con el seco no micorrizado (M-S), lo que significa que la asociación micorrízica probablemente no proporcione un aumento de la biomasa de *O. streptacantha* cuando se encuentra bajo condiciones hídricas limitadas, por lo menos en un periodo de tiempo tan corto (5 meses). En cuanto a la producción de biomasa total (biomasa aérea + biomasa radical) (Figuras 21 y 22) observamos resultados muy parecidos a los anteriores.

En el caso de la biomasa radical, (Figuras 23 y 24) se observa una diferencia significativa ($p \leq 0.05$ ANOVA) entre el tratamiento micorrizado húmedo que tuvo una cantidad de biomasa muy superior al tratamiento no micorrizado húmedo, a diferencia de los tratamientos secos M+ y M- en los que no se observa una diferencia significativa ($p \leq 0.05$ ANOVA).

Normalmente, al inicio del desarrollo de una plántula la simbiosis micorrízica provoca una disminución en la biomasa radical de su hospedero (Cavagnaro *et al.*, 2001), sobre todo cuando se encuentra bajo severas condiciones de estrés, ya que quizá sea menos costoso mantener a los hongos micorrizógenos que producir una gran cantidad de biomasa radical (Pimienta-Barrios y Nobel, 1998). Sin embargo, las micorrizas necesitan una gran cantidad de sitios de intercambio, por lo que la planta tiene que aumentar la producción de raíces laterales finas, que son las colonizadas por las hifas de los HMA, (Augé, 2001; Rincón *et al.*, 1993; Yano *et al.*, 1996; Thanuja *et al.*, 2002). Por esta razón, las raíces del tratamiento húmedo micorrizado (M+H) son significativamente más grandes y tienen mayor cantidad de biomasa. Sin embargo, al comparar la cantidad de biomasa radical en relación con la cantidad de biomasa aérea o del vástago por medio del cociente conocido como raíz/vástago no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos micorrizados y los no micorrizados (Figura 25), el tratamiento M-H presentó un cociente menor que estos últimos (menor cantidad de raíz en proporción con el vástago), sin embargo, no puede ser tomado en cuenta ya que las raíces fueron atacadas por hongos patógenos que disminuyeron la cantidad real de biomasa, por último, el tratamiento M-S presentó un mayor cociente raíz-vástago (mayor cantidad de raíz en proporción con el vástago), esto significa que la cantidad de raíz producida por los tratamientos micorrizados es proporcional al

tamaño y cantidad de biomasa del vástago, sin que esto implique que sea mayor (proporcionalmente hablando) a la cantidad de raíz producida por los otros tratamientos, no obstante, el tratamiento M-S desvió una mayor cantidad de sus recursos a la raíz para tener una mayor área de absorción y así compensar el estrés hídrico al que se encontraba sometida, esto se debe a que grandes sistemas radiculares reducen las consecuencias por la deficiencia o variaciones en las concentraciones de nutrimentos y agua (Van Noordwijk y de Willigen, 1987).

Bajo condiciones de estrés provocados por factores edáficos (estrés hídrico, deficiencia de nutrimentos etc.) la asignación de recursos a la raíz es usualmente más importante que al vástago (Wilson, 1988). Por esta razón, incrementos en la concentración de nutrimentos y en la humedad del suelo causan la reducción del coeficiente raíz-vástago. Davidson (1969a) encontró que el peso relativo de las raíces es inversamente proporcional a la humedad del suelo y a la concentración de nitrógeno y fósforo, esto se debe a que los fotosintatos son repartidos a las raíces en proporción inversa a su actividad funcional, proveyendo un balance entre el trabajo realizado por las raíces y por el vástago (Davidson, 1969b)

Los hongos micorrizógenos, cuya red hifal puede desempeñar con mayor eficiencia el papel de extracción de nutrimentos y de absorción de agua que las raíces, aumentan la disponibilidad de recursos del suelo. Ya que no son requeridos grandes sistemas radiculares si el agua y los nutrimentos están disponibles continuamente (Van Noordwijk y de Willigen, 1987), probablemente se hayan desviado los recursos de las plántulas de *Opuntia streptacantha* hacia el desarrollo del vástago (parte aérea), ya que en éste se encuentran los tejidos de almacenamiento de agua, que son vitales durante la época de sequía y es el lugar donde se realiza la fotosíntesis (Gibson y Nobel, 1990). Además, se ha comprobado que la simbiosis micorrícica disminuye la cantidad de biomasa seca en las raíces de las plantas hospederas (Cavagnaro *et al.*, 2001), ya que la planta no necesita invertir energía en el aumento de la biomasa de las raíces para aumentar el área de captura de iones y agua, debido a que el micelio externo cumple esta función, y sólo aumenta el área de colonización por medio de la producción de una mayor cantidad de raíces laterales finas.

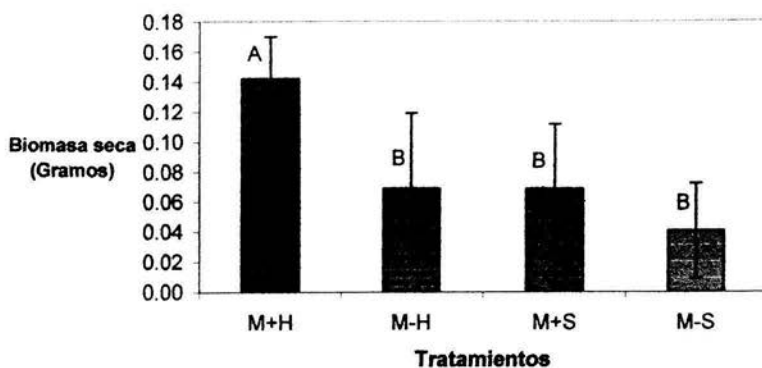


Figura 19.- Cantidad de biomasa seca aérea obtenida al final del experimento.

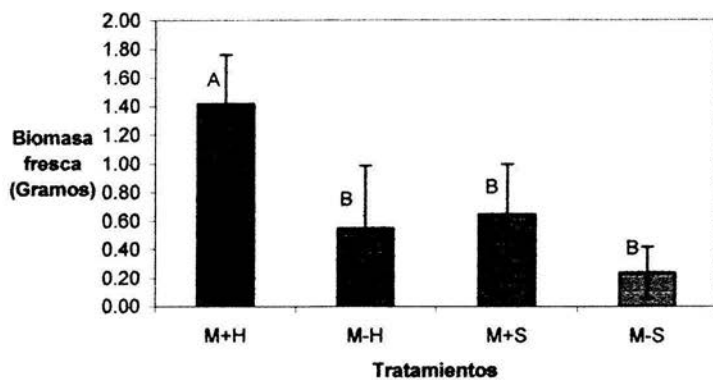


Figura 20.- Cantidad de biomasa fresca aérea obtenida al final del experimento

| |
|---|
| M+H = Tratamiento micorrizado húmedo |
| M-H = Tratamiento no micorrizado húmedo |
| M+S = Tratamiento micorrizado seco |
| M-S = Tratamiento no micorrizado seco |

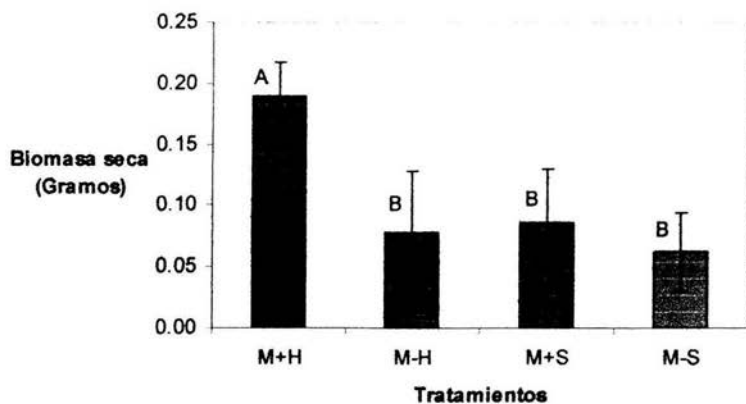


Figura 21.- Biomasa seca total obtenida al final del experimento.

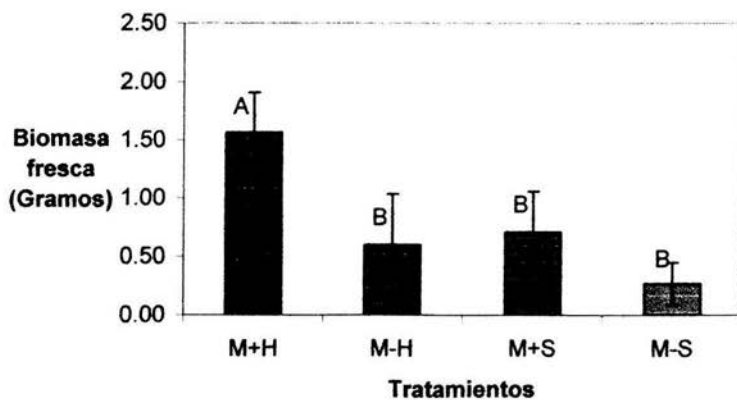


Figura 22.- Biomasa fresca total obtenida al final del experimento

| |
|---|
| M+H = Tratamiento micorrizado húmedo |
| M-H = Tratamiento no micorrizado húmedo |
| M+S = Tratamiento micorrizado seco |
| M-S = Tratamiento no micorrizado seco |

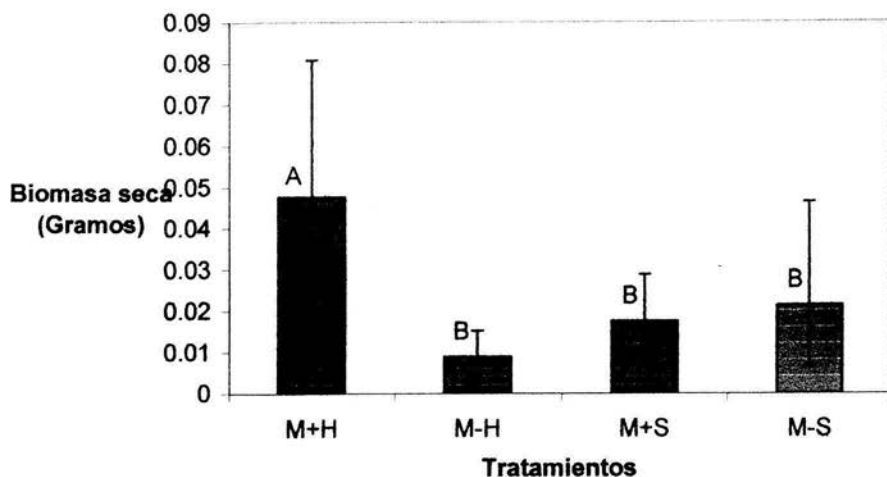


Figura 23.- Biomasa seca radical obtenida al final del experimento.

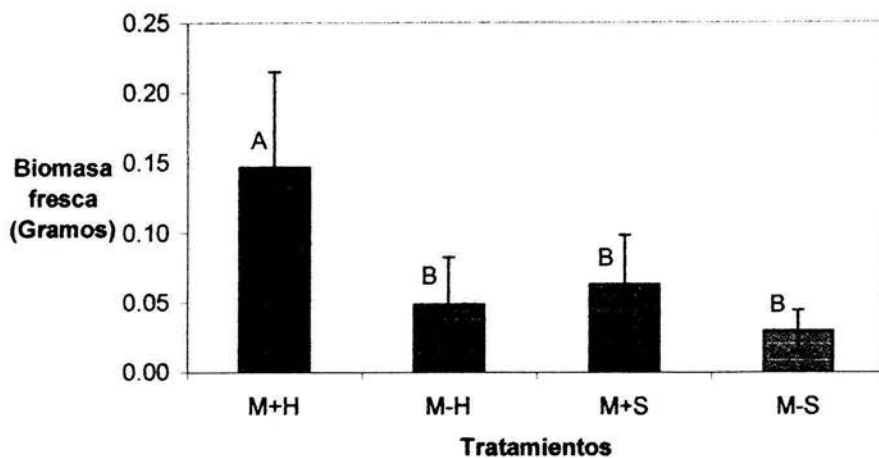


Figura 24.- Biomasa fresca radical obtenida al final del experimento

| |
|---|
| M+H = Tratamiento micorrizado húmedo |
| M-H = Tratamiento no micorrizado húmedo |
| M+S = Tratamiento micorrizado seco |
| M-S = Tratamiento no micorrizado seco |

Raiz-Vástago

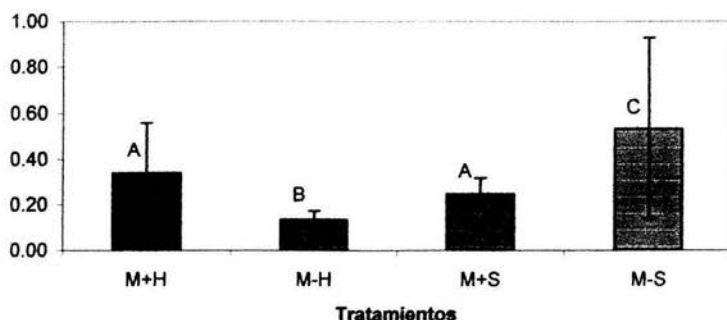


Figura 25.- Resultados del cociente raíz-vástago obtenidos al final del experimento

| |
|---|
| M+H = Tratamiento micorrizado húmedo |
| M-H = Tratamiento no micorrizado húmedo |
| M+S = Tratamiento micorrizado seco |
| M-S = Tratamiento no micorrizado seco |

La eficiencia en el uso del agua se define como la cantidad de biomasa producida por unidad de agua utilizada (Nobel, 1983; Taiz y Zeiger, 2002), por lo tanto este valor está muy relacionado con el valor de biomasa. En el cuadro 6 se muestran los valores de WUE para los cuatro tratamientos, en donde se puede observar que a pesar de que la biomasa del tratamiento M+H fue casi del doble que la del M+S, los valores de la WUE no difieren en tal medida ya que la cantidad de agua irrigada fue mucho menor, en cambio, la diferencia entre los tratamientos micorrizados y no micorrizados fue mayor.

Son muchos los autores que reportan un aumento en la biomasa y en el uso eficiente del agua en las plantas cuando se encuentran formando micorrizas (Huante *et al.*, 1993; Clark *et al.*, 1999; Nakano *et al.*, 2001b; Karagiannidis *et al.*, 2002; Karasawa *et al.*, 2002; Jayachandran y Shetty, 2003) entre otros. Augé (2001) en su revisión publica una lista con alrededor de 10 especies en las que se ha encontrado un mayor uso eficiente del agua en las plantas micorrizadas. Por otra parte, en Rincón *et al.*, (1993) se reporta que los hongos micorrizógenos arbusculares aumentan la producción de biomasa seca significativamente en *Pachycereus pecten-aboriginum* que es un cactus arborescente de las zonas áridas y selvas caducifolias de México. Este experimento fue realizado bajo las mismas condiciones, tanto para el tratamiento micorrizado como para el no micorrizado, por lo que los resultados obtenidos pueden interpretarse como un mayor uso eficiente de agua por parte del tratamiento micorrizado.

| Tratamiento | Biomasa seca (Gramos) | Agua irrigada (Kilogramos) | WUE g/Kg H ₂ O irrigada |
|-------------|-----------------------|----------------------------|------------------------------------|
| M+S | 0.0860 | 1.635 | 0.05264(b) |
| M-S | 0.0622 | 1.635 | 0.03804(b) |
| M+H | 0.1896 | 2.734 | 0.06935(a) |
| M-H | 0.0778 | 2.734 | 0.02849(b) |

Cuadro 6.- Valores promedio de la WUE (uso eficiente del agua)

Por medio de ANOVA se encontró una diferencia significativa entre los tratamientos micorrizados y no micorrizados ($p \leq 0.05$) (Figura 26). Aquí se aprecia la diferencia entre el tratamiento M+S con M-H y M-S ($p \leq 0.05$ ANOVA), se obtuvo un valor visiblemente mayor que en estos últimos. El valor del tratamiento húmedo micorrizado tuvo diferencias significativas con el tratamiento húmedo no micorrizado y con el tratamiento seco no micorrizado ($p \leq 0.05$), esto probablemente se deba a que ambos tratamientos húmedos se contaminaron con hongos patógenos, sin embargo, el tratamiento M+H no tuvo grandes consecuencias mientras que el tratamiento M-H se vio afectado por la variabilidad no controlada.

En cuanto a la disponibilidad de agua los HMA cumplen un papel muy importante ya que aumentan el área de absorción de la misma por parte de las raíces, además de que llegan a lugares en donde la raíz no tiene acceso debido a su tamaño; de esta manera se aumenta la producción de biomasa producida por unidad de agua irrigada o agua disponible para las plantas (Pedersen y Sylvia, 1996; Davies *et al.*, 2002; Peña, 2002). Por otra parte *Opuntia streptacantha* es una especie con metabolismo CAM, las cuales cuentan con tejidos de almacenamiento de agua, un mecanismo de fijación de CO₂ nocturno y dependiente de la temperatura y humedad relativa, con el cual minimizan la transpiración. Las modificaciones fisiológicas y morfológicas de las plantas con este tipo de metabolismo, les permite tolerar la sequía prolongada (Herppich y Peckmann, 2000), en combinación con la asociación con hongos micorrizógenos arbusculares, por lo que estos mecanismos funcionales son adaptaciones muy importantes para soportar condiciones de sequía prolongada (Pimienta-Barrios *et al.*, 2002).

Los HMA son muy importantes en el uso eficiente del agua de la plántulas de *O. streptacantha*, ya que además de que aumentan la absorción de agua, la transpiración, la conductancia estomática, la tasa fotosintética y como consecuencia de esto la fijación de CO₂, proporcionan al hospedero minerales de difícil disponibilidad (Azcón y Barea 1981; Robson *et al.*, 1994; Azcón y Barea, 1996; Mukerji, 1996; Varma, 1998; Guttenberger, 2000; Khaliq y Sanders, 2000; Pendleton, 2000; Augé, 2001; Scheloske *et al.*, 2001; Van der Heijden y Kuyper, 2001; Nakano *et al.*, 2001a), por lo que aumentan significativamente la cantidad de biomasa producida por unidad de agua irrigada.

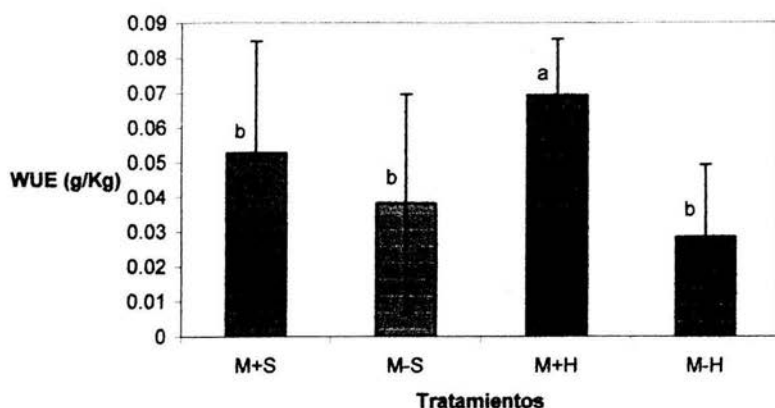


Figura 26.- Eficiencia en el uso del agua de los cuatro tratamientos

6.- Crecimiento

En cuanto a crecimiento en la figura 27 se puede observar que el tratamiento M+H tuvo una diferencia significativa ($p \leq 0.05$) en la altura frente a los demás tratamientos, mientras que en el diámetro (Figura 28) no se encontraron diferencias entre los tratamientos micorrizados y no micorrizados ($p \leq 0.05$), por lo que este parámetro no fue considerado. La diferencia en la altura del tratamiento húmedo micorrizado se debe a que las micorrizas proveen a su planta hospedera de nutrientes minerales y regulan la producción de hormonas y la conductividad estomáca, optimizando de esta manera los recursos disponibles y aumentando el desarrollo de las plantas. (Varma y Schuepp, 1996; ; Sanders *et al.*, 1998; Pirazzi *et al.*, 1999; Sasaki *et al.*, 2001 ; Fisher y Jayachandran, 2002 ; Peña, 2002).

Para el tratamiento M+S no se encontró diferencia significativa ($p \leq 0.05$) frente a los tratamientos M-S y M-H tanto para altura como para diámetro. Esto probablemente se deba a que los beneficios obtenidos por esta especie cuando es micorrizada se ven reflejados al mantener un mayor grado de hidratación y ayudar a conservar en buen estado a las plántulas durante las primeras etapas y los efectos en el crecimiento bajo condiciones hídricas limitadas se puedan observar en un periodo de tiempo mayor.

La tasa relativa de crecimiento del tratamiento húmedo micorrizado (M+H) fue mayor que la de los demás tratamientos ($p \leq 0.05$) (Cuadro 7), sin embargo, no se encontró diferencia significativa entre el tratamiento (M+S) y los tratamientos no micorrizados ($p \leq 0.05$). Esto probablemente se debe que el crecimiento tan lento de esta especie impide que se muestren diferencias significativas en un periodo de tiempo tan corto cuando se encuentran sometidas a condiciones hídricas limitadas.

| Tratamiento | Altura inicial (mm) | Altura final (mm) | Diferencia | Tasa de crecimiento (mm*semana ⁻¹) |
|-------------|---------------------|-------------------|------------|--|
| M+H | 36.16 | 61.88 | 25.72 | 1.22 (a) |
| M-H | 34.88 | 50.90 | 16.02 | 0.76 (b) |
| M+S | 32.08 | 51.56 | 19.48 | 0.92 (b) |
| M-S | 32.24 | 47.80 | 15.56 | 0.74 (b) |

Cuadro 7.- Tasa relativa de crecimiento de los cuatro tratamientos al final de la semana 22

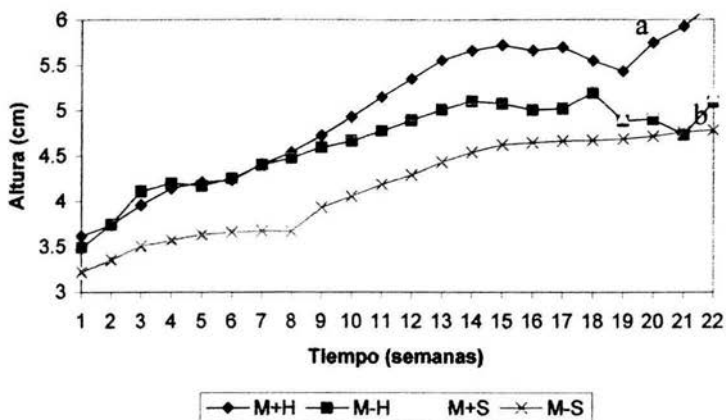


Figura 27.- Altura de los cuatro tratamientos a lo largo del experimento.

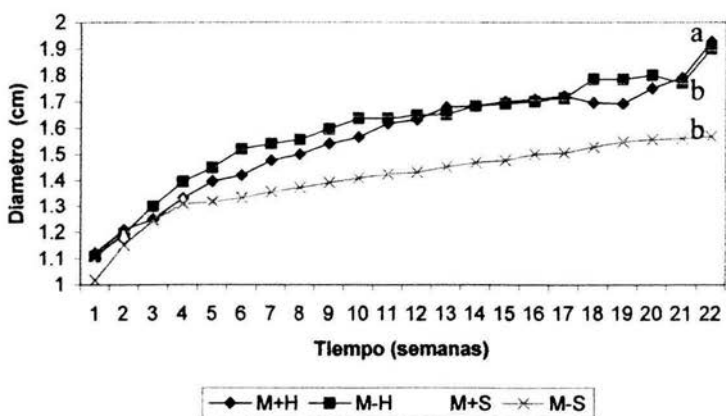


Figura 28.- Diámetro de los tratamientos a lo largo del experimento.

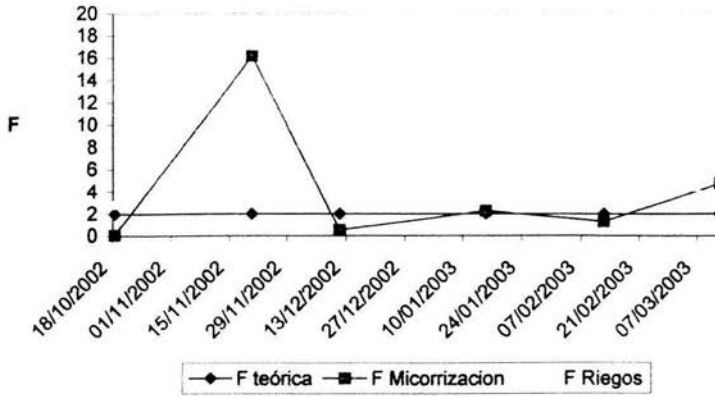


Figura 29.- Valores de F para la altura de *O. streptacantha* a lo largo del experimento obtenidos a partir de ANOVA de dos factores ($p \leq 0.05$)

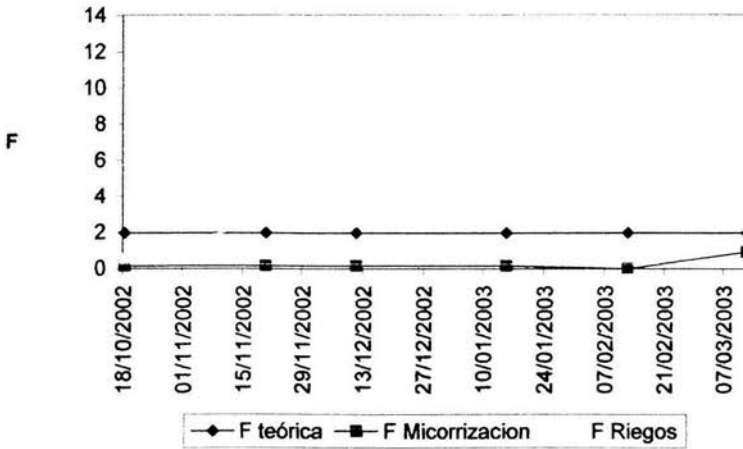


Figura 30.- Valores de F para el diámetro de *O. streptacantha* a lo largo del experimento obtenidos a partir de ANOVA ($p \leq 0.05$)

| |
|---|
| M+H = Tratamiento micorrizado húmedo |
| M-H = Tratamiento no micorrizado húmedo |
| M+S = Tratamiento micorrizado seco |
| M-S = Tratamiento no micorrizado seco |



Figura 31.- Plántulas de *Opuntia streptacantha* del tratamiento seco (M+S) a la izquierda y (M-S) a la derecha, al final del experimento

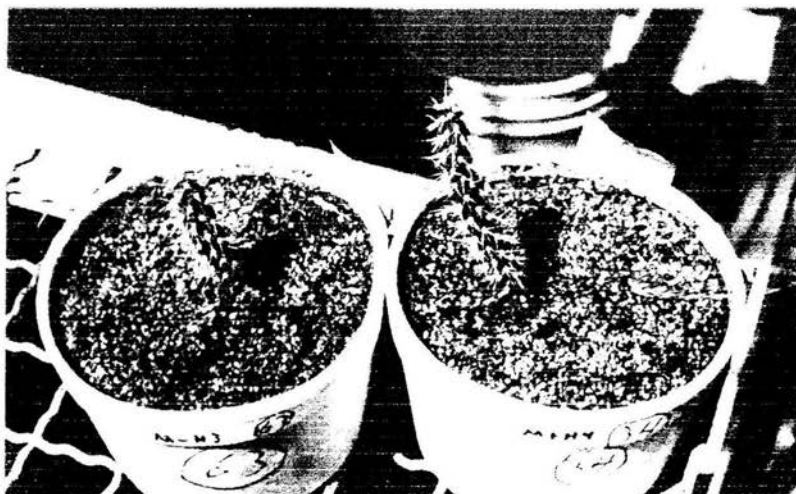


Figura 32.- Plántulas de *Opuntia streptacantha* del tratamiento húmedo (M-H) a la izquierda y (M+H) a la derecha, al final del experimento

7.- Potencial hídrico

El potencial hídrico registra una medida del grado de hidratación de la planta, ya que mientras más alto sea el valor obtenido, más agua tienen disponible las plantas para trabajar. El potencial hídrico obtenido nos muestra que el grado de hidratación de los tratamientos micorrizados fue significativamente mayor al de los tratamientos no micorrizados ($p \leq 0.05$ ANOVA) (Cuadro 8, Figura 33). Son muchos los estudios que han comprobado que la simbiosis micorrízica mejora las relaciones hídricas de las plantas aumentando su grado de hidratación, parámetro determinado por medio de la determinación del potencial hídrico. Augé, (2001) en su revisión acerca de las relaciones hídricas, la sequía y la simbiosis micorrízica arbuscular, muestra una lista con alrededor de 10 especies en las que se a reportado, en trabajos anteriores, un aumento en el potencial hídrico en las plantas micorrizadas cuando se encuentran en condiciones de sequía.

En cuanto al potencial hídrico obtenido, los HMA son muy importantes para las plantas, sobre todo cuando se encuentran en condiciones de sequía, ya que al mejorar la obtención de nutrimentos, la conductancia estomática, la absorción de agua en las raíces y el intercambio gaseoso (Augé, 2001), mejoran las relaciones hídricas del hospedero proporcionándole ventajas competitivas frente a las plantas no micorrizadas y aumentan las probabilidades de sobrevivencia cuando estas se encuentran sometidas a un estrés hídrico como el que prevalece en las zonas áridas, por esta razón, es necesario incluir a los HMA como una herramienta necesaria para llevar a cabo la reintroducción de cactáceas en las zonas áridas que han sido deterioradas.

Son pocos los estudios acerca de los efectos de los HMA en las relaciones hídricas de las plantas adaptadas a condiciones de sequía, además, no se encontraron estudios acerca del potencial hídrico en cactáceas ni del efecto que tiene la inoculación con HMA sobre el mismo, por lo que se puede considerar este estudio como original en este aspecto. No obstante hace falta realizar más investigaciones acerca del efecto de las micorrizas en las relaciones hídricas de las cactáceas y determinar los efectos de las mismas sobre la concentración de solutos en las células, la conductancia estomática, la tasa fotosintética y demás parámetros necesarios para determinar los efectos de la simbiosis micorrízica arbuscular sobre las relaciones hídricas de esta familia de plantas suculentas adaptadas a condiciones de sequía.

| | M+S | M-S | M+H | M-H |
|--------------------------------|-------|------|-------|------|
| Potencial hídrico (Mpa) | -1.95 | -0.7 | -1.80 | -2.7 |
| | -0.90 | -2.2 | -0.65 | -1.5 |
| | -1.00 | -1.2 | -0.60 | -2.0 |
| | -0.95 | -1.6 | -0.60 | -1.0 |
| | -0.55 | -1.8 | -0.30 | -1.2 |

Cuadro 8.- Valores de potencial hídrico obtenidos en unidades de presión, milipascales (Mpa), para los cuatro tratamientos.

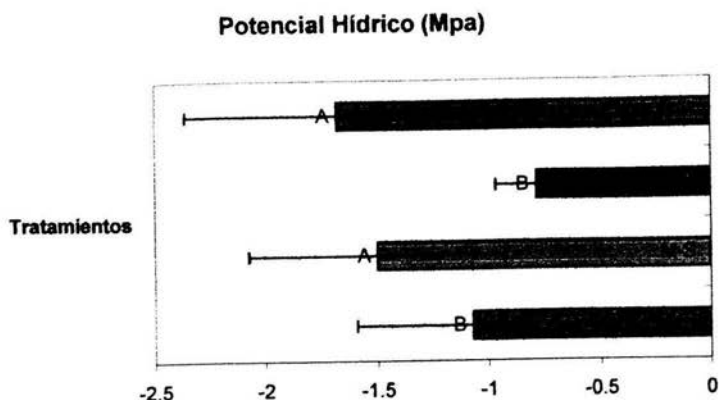


Figura 33.- Potencial hídrico promedio de plántulas de *O. streptacantha* de 22 semanas de edad

| |
|---|
| M+H = Tratamiento micorrizado húmedo |
| M-H = Tratamiento no micorrizado húmedo |
| M+S = Tratamiento micorrizado seco |
| M-S = Tratamiento no micorrizado seco |

8.- Tolerancia de las plántulas

Como se mencionó en el método, la tolerancia de las plántulas, obtenida debido a el estrés al que se sometieron en los tratamientos secos por la sequía y en los tratamientos húmedos por la contaminación con hongos patógenos, fue evaluado dando valores cuantitativos a las observaciones cualitativas (Figura 36), los valores fueron (5) tolerante, (4) ligeramente tolerante, (3) regularmente tolerante, (2) poco tolerante, (1) casi intolerante y (0) intolerante o muerto. En los resultados se observa una diferencia significativa ($p \leq 0.05$), figuras 34 y 35, entre la condición de las plántulas de los tratamientos micorrizados (M+H y M+S) y el tratamiento húmedo no micorrizado (M-H), siendo el tratamiento micorrizado seco (M+S) el que se encontraba en mejores condiciones.

En el caso de los tratamientos húmedos los resultados se encuentran muy relacionados con los obtenidos en sobrevivencia, ya que el hecho de tener individuos muertos entre estos tratamientos, influyó en los resultados, especialmente en el caso del tratamiento M-H, que no contó con la protección de los hongos micorrizógenos, razón por la cual resulto ser el más perjudicado. Esto se debe a que los hongos micorrizógenos arbusculares proveen a su hospedero de protección frente a los efectos del antagonismo microbiano, protegiendo las raíces al competir por los recursos con los patógenos, alterando las respuestas fisiológicas de las plantas y aumentando el vigor de las mismas, debido a las ventajas que representan como estimulantes del crecimiento (regulación de fitohormonas, de conductividad estomática, aumento de absorción de nutrimentos

minerales etc.) (Azcón y Barea, 1996; Varma y Schuepp, 1996; Karagiannidis *et al.*, 2002)

El hecho de que el tratamiento M+H no tuviera diferencias en los niveles de estrés con el tratamiento M-S probablemente se debió a que algunos de los individuos del primero se vieron afectados por los patógenos, produciendo la muerte de unos cuantos. Sin embargo, a pesar de que las plántulas del tratamiento M-S se encontraban muy estresadas por la falta de agua, no se produjo muerte alguna ya que esta es una especie adaptada a condiciones de sequía.

La diferencia entre los tratamientos secos se debe a que las micorrizas aumentan el área de absorción de agua y nutrientes de su hospedero por parte de las raíces, además de regular la conducción estomática y por lo tanto la transpiración (Pedersen y Sylvia, 1996; Sanders *et al.*, 1998; Varma 1998), por lo que es menor el daño producido en las plantas, cuando los niveles de transpiración rebasan a los de absorción de agua en las raíces (Nobel, 1983).

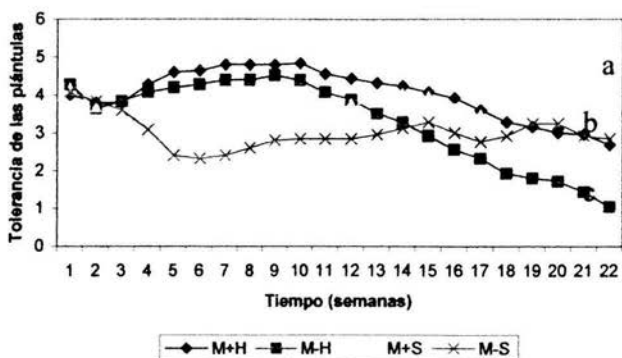


Figura 34.- Niveles de estrés obtenidos en la plántulas de *Opuntia streptacantha* en los cuatro tratamientos a lo largo del experimento.

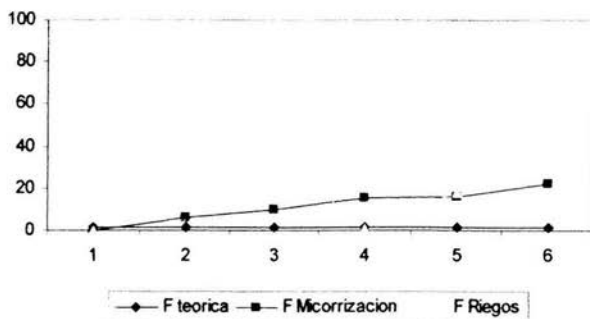


Figura 35.- Valores de F para el estrés a lo largo del experimento obtenidos a partir de ANOVA de dos factores ($p \leq 0.05$)

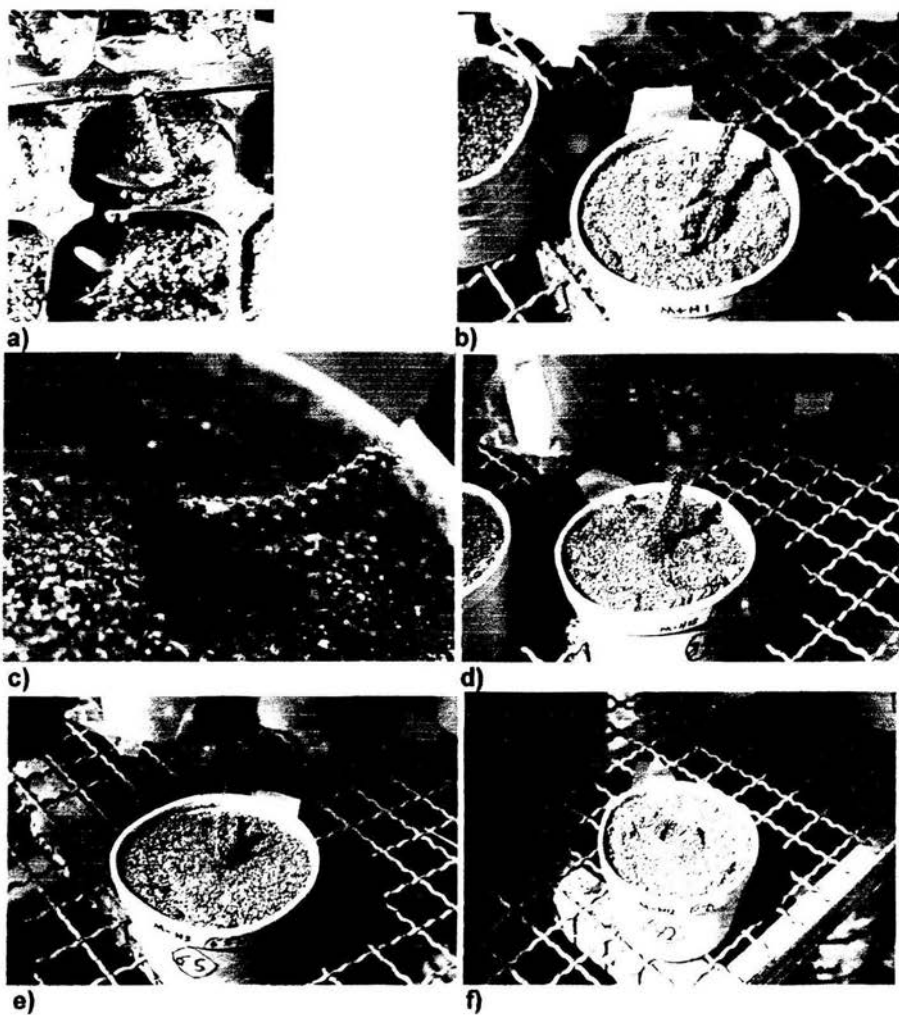


Figura 36.- Plántulas de *Opuntia streptacantha* con los diferentes niveles de tolerancia a) tolerante, b) ligeramente tolerante, c) regularmente tolerante, d) poco tolerante, e) casi intolerante, f) intolerante o muerta

CONCLUSIONES

Los hongos micorrizógenos arbusculares favorecen significativamente un aumento en el porcentaje de sobrevivencia (28%) en plántulas de *Opuntia streptacantha* cuando se encuentran en condiciones de capacidad de campo en el suelo.

La simbiosis micorrícica arbuscular favorece significativamente el desarrollo de las plántulas de esta especie cuando se encuentran en condiciones de capacidad de campo en el suelo, ayudando a incrementar: la tasa de crecimiento (37.7%), el potencial hídrico (112.6%), la biomasa (59.2%) y la eficiencia en el uso del agua de las plántulas (59%).

Los hongos micorrizógenos arbusculares favorecen significativamente el aumento del potencial hídrico de las plántulas de *O.streptacantha* cuando se encuentran sometidas a condiciones de sequía (27.7%).

LITERATURA CITADA

- Abdel-Fattah G. M., A. H. Mohamedin (2000), Interactions Between a Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungus (*Glomus intraradices*) and *Streptomyces coelicolor* and Their Effects on Sorghum Plants Grow in Soil Amended With Chitin of Brown Scales, Springer-Verlag, Biol Fertil Soils 32:401-409
- Ames R. N., C. P. P. Reid, E. R. Ingham (1984) Rhizosphere, Bacterial Population Responses to Root Colonization by a Vesicular-Arbuscular Fungus, New Phytol 96:555-563
- Andrade G., K. L. Mihura, R. G. Linderman, G. J. Bethlenfalvay (1997), Bacteria From the Rhizosphere and Hyphosphere Soils on Different Arbuscular-Mycorrhizal Funji, Plant Soil 192:71-79
- Audersik T., G. Audersik (1996), Biología, la Vida en la Tierra, 4ª ed, Prentice Hall-Pearson, México.
- Augé R. M. (2001), Water Relations, Drought and Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis, Springer-Verlag, Mycorrhiza 11:3-42
- Azcón G. C., J. M. Barea (1981), Micorrizas, Investigación y Ciencia (): 8-16
- Azcón C. A., J. M. Barea (1996), Arbuscular Mycorrhizas an Biological Control of Soil-Borne Plant Pathogens an Overview of the Mechanisms Involved, Springer-Verlag, Mycorrhiza 6:457-464
- Bagyaraj D. J. (1990), Biological Interactions Between VA-Mycorrhizal Funji and Other Beneficial Soil Organisms en: Jalali B. L., H. J. Chand (eds), Proceedings of the National Conference on Mycorrhiza, Haryana Agricultural University. Hisar 14-16 Feb, India pp 76-77
- Bashan Y., E. A. Davis, A. Carrillo-Garcia, R. G. Linderman (2000), Assessment of VA mycorrhizal inoculum potencial in relation to the establishment of cactus seedlings under mesquite nurse-trees in the Sonoran Desert, Elsevier, Applied Soil Ecology 14: 165-175.
- Bellgard S. E. (1993), The topsoil as the Major Store of Propagules of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Funji in Southeast Australian Sandstone Soils, Mycorrhiza 3:19-24

- Bever D. J., A. P. A. Schultz, A. Pringle, J. B. Morton (2001), Arbuscular Mycorrhizal Fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why, *BioScience*, Vol 51 No 11: 923-931
- Burke D. J., E. P. Hamerlynck, D. Hahn (2002), Effect of Arbuscular Mycorrhizae on Soil Microbial Populations and Associated Plant Performance of the Salt Marsh Grass *Spartina patens*, Kluwer Academic Publishers, *Plant and Soil* 239:141-154
- Camacho M. F. (2000), Dormición y Quiescencia en el Manejo de Semillas Forestales. Red mexicana de germoplasma forestal. SEMARNAP-PRONARE. México. 3:7-22
- Cavagnaro T. R., S. E. Smith, S. Dickson (2001), Backseat driving? Accessing Phosphate Beyond The Rhizosphere Depletion Zone, *Trends in Plant Science* Vol. 6 No 5
- Clark S. B., S. K. Zeto, R. W. Zobel (1999), Arbuscular Mycorrhizal Fungal Isolate Effectiveness On Growth And Root Colonization Of *Panicum Virgatum* In Acidic Soil. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 1757-1763
- Corkidi L., E. Rincón (1997), Arbuscular Mycorrhizae in a Tropical Sand Dune Ecosystem on the Gulf of México, *Springer-Verlag* 7:17-23
- Cuenca G., Z. De Andrade, G. Escalante (1998), Arbuscular Mycorrhizas in the Rehabilitation of Fragile Degraded Tropical Lands, *Springer-Verlag, Biol Fertil Soils* 26:107-111
- Davidson R. L. (1969a), Effects Of Edaphic Factors On The Soluble Carbohydrate Content of Roots of *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L., *Ann. Bot* 33: 579-589
- Davidson R. L. (1969b) Effects Of Soil Nutrients And Moisture On Root/Shoot Ratios In *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L., *Ann. Bot.* 33: 571-577
- Davies F. T., V. Olalde-Portugal, L. Aguilera-Gomez, M. J. Alvarado, R. C. Ferrera-Cerrato, T. W. Boutton (2002), Alleviation of Drought stress of chile ancho pepper (*Capsicum annuum* L. Cv. San Luis) with arbuscular mycorrhiza indigenous to Mexico, *Elsevier, Scientia Horticulturae* 92: 347-359
- Escalante G. L. (1995) Caracterización y Evaluación de las Condiciones Microambientales Asociadas a Micrositios que Favorecen la Germinación y Establecimiento de *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag. en un Agostadero de

Santiago de Anaya, del Valle de Actopan, Estado de Hidalgo. Tesis Profesional de Biólogo. ENEP-Zaragoza. UNAM

- Ferrera C. R., M. C. González, M. M. Rodríguez (1993) Manual de Agromicrobiología. Trillas. México. pp. 53-91
- Fisher J. B., K. Jayachandran (2002), Arbuscular Mycorrhizal Fungi Enhance Seedling Growth In Two Endangered Plant Species From South Florida, *Int. J. Plant Sci.* 163 (4): 559-566
- Freire A. C., T. Ishii, K. Kadoya (2000), Effects Of Arbuscular Mycorrhizal Fungi On Tree Growth, Leaf Water Potential, And Levels Of 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylic Acid And Ethylene In The Roots Of Papaya Under Water-Stress Conditions, *Springer-Verlag, Mycorrhiza* 10: 121-123
- García S. R., A. A. Monroy (2002) Plantas de los Agostaderos de Santiago de Anaya, Hidalgo, No publicado
- Gibson A. C., P.S. Nobel (1990), *The Cactus Primer*, Harvard University Press, Cambridge, 285p.
- Guttenberger M. (2000), Arbuscules of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi Inhabit an Acidic Compartment Within Plant Roots, *Springer-Verlag* 211:299-304
- Harley J. I., S. E. Smith (1984), *Mycorrhizal Symbiosis*, Academic Press, Inglaterra.
- Herppich W. B., K. Peckmann (2000), Influence of Drought on Mitochondrial Activity, Photosynthesis, Nocturnal Acid Accumulation and Water Relations in the CAM Plants *Prenia sladeniana* (ME-type) and *Crassula lycopodioides* (PEPCK-type), *Annals of Botany* 86: 611-620
- Huante P., E. Rincón, E. B. Allen (1993), Effect Of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae On Seedling Growth Of Four Tree Species From The Tropical Deciduous Forests In México, *Springer-Verlag, Mycorrhiza* 2: 141-145
- Jakobsen I., L. Rosendal (1990), Carbon Flow Into Soil And External Hyphae From Roots Of Mycorrhizal Cucumber Plants. *New Phytol.* 115:77-83
- Jakobsen I., (1999), Transport of Phosphorus and Carbon in Arbuscular Mycorrhizas. En: *Mycorrhiza, Structure, Function, Molecular Biology And Biototechnology*, Varma a., B., Hock, Berlin, springer pp. 305-332

- Janos D. P. (1980), Mycorrhizae Influence Tropical Succession, *Biotropica* 12:56-64
- Jackson L. E., D. Miller, S. E. Smith (2002), Arbuscular Mycorrhizal Colonization And Growth Of Wild And Cultivated Lettuce In Response To Nitrogen And Fosforus, *Elsevier, Scientia Horticulturae* 94: 205-218
- Jayachandran K., K. G. Shetty (2003), Growth Response And Phosphorus Uptake By Arbuscular Mycorrhizae Of Wet Prairie Sawgrass. *Aquatic Botany* 76: 281-290
- Jennings D. H. (1995), *The Physiology of Fungal Nutrition*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Karagiannidis N., F. Bletsos, N. Stavropoulos (2002), Effect of *Verticillium* wilt (*Verticillium dahliae* Kleb) and Mycorrhiza (*Glomus moseae*) on Root Colonization, Growth And Nutrient Uptake In Tomato And Eggplant Seedlings, *Elsevier, Scientia Horticulturae* 94: 145-156
- Karasawa T., Y. Kasahara, M. Takebe (2002), Differences In Growth Responses Of Maize To Preceding Cropping Caused By Fluctuation In The Population Of Indigenous Arbuscular Mycorrhizal Funji. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 851-857
- Keeley J. E., P. W. Rundel (2003) Evolution of CAM and C₄ Carbon-Concentrating Mechanisms. *Int. J. Plant Sci.* 164(3 Suppl.): S55-S77
- Khaliq A., F. E. Sanders (2000), Effects Of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Inoculation On The Yield And Phosphorus Uptake Of Field-Grown Barley, *Pergamon, Soil Biology & Biochemistry* 32: 1691-1696
- Kramer P. J. (1974), *Relaciones Hídricas de Suelo y Plantas, una síntesis moderna*, Edutex S.A. México.
- Krishna J. R., A. N. Balakrishna, D. J. Bagyoraj (1982), Interaction Between a Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungus and *Streptomyces cinnamomeus* and Their Effects on Finger Millet. *New Phytol* 92:401-405
- Lambers H., Chapin III F.S., T. L. Pons (1998), *Plant Physiological Ecology*. Springer pp. 590
- Mandujano M., J. Golubov, C. Montaña (1997), Dormancy And Endozoochorous Dispersal of *Opuntia rastrea* Seeds In The Southern Chihuahuan Desert, *Journal of Arid Environments* 36:259-266

- Mansfeld-Giese K., J. Larsen, L. Bodker (2002), Bacterial Populations Associated With Mycelium Of The Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Glomus Intraradices*, Elsevier, FEMS Microbiology Ecology 41: 133-141
- Michelet B., M. Boutry (1995), The Plasma Membrane H⁺ ATPase. A Highly Regulated Enzyme With Multiple Physiological Functions, *Plant Physiol* 108:1-6
- Miller R. M. (1979), Some Occurrences of Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza in Natural and Disturbed Ecosystems of the Red Desert, *Am J Bot* 57:619-623.
- Monroy A. A. (2002), En Busca del Paraíso Perdido: Restauración Ecológica, *Conversus* 8:28-33
- Montaña N. M., A. A. Monroy (2000), Conservación Ecológica de Suelos en Zonas Áridas y Semiáridas de México, *Ciencia y Desarrollo* 154: 26-37
- Morton J. B. (1990) Evolutionary Relationships Among Arbuscular Mycorrhizal Fungi in the Endogonaceae. *Mycologia* 82: 192-207
- Morton J. B. (1998), Evolution of Fungi in Glomales, [http. Invam.caf.wvu.edu/myc_info/taxonomy/evolution.htm](http://Invam.caf.wvu.edu/myc_info/taxonomy/evolution.htm)
- Mukerji K. G. (1996), Concepts in Mycorrhizal Research, Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Mukerji K. G., B. P. Chamola (2000), Mycorrhizal Biology, Kluwer Academic I Plenum Publishers, United States
- Nakano A., K. Takahashi, R. T. Koide, M. Kimura (2001a), Determination of the Nitrogen Source for Arbuscular Mycorrhizal Fungi By ¹⁵N Application to Soil and Plants, *Springer-Verlag, Mycorrhiza* 10: 267-273
- Nakano A., K. Takahashi, R. T. Koide, M. Kimura (2001b), Effect Of Host Shoot Clipping On Carbon And Nitrogen Sources For Arbuscular Mycorrhizal Fungi, *Springer-Verlag, Mycorrhiza* 10: 287-293
- Nobel S. P. (1983), Biophysical Plant Physiology and Ecology, W. H. Freeman and Company, New York, pp 86-100, 444-455
- Pedersen C. T., D. M. Sylvia (1996), Mycorrhiza: Ecological Implications Of Plant Interactions. En: "Concepts in Mycorrhizal Research" K.G. Mukerji, Kluwer Academic Publishers. Netherlands. Vol 19/2 pp. 195-222

- Pendleton R. L. (2000), Pre-Inoculation By An Arbuscular Mycorrhizal Fungus Enhances Male Reproductive Output Of *Cucurbita foetidissima*, Int. J. Plant Sci. 161(4): 663-689
- Peña B. C. (2002), Influencia de Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA) en el Establecimiento de *Mimosa biuncifera* Benth. Bajo Condiciones De Sequía En Un Invernadero. Tesis profesional de biólogo, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, 64p.
- Pimienta-Barrios E., M. E. González, P. S. Nobel (2002), Ecophysiology Of A Wild *Platyopuntia* Exposed To Prolonged Drought, Elsevier, Environmental and Experimental Botany 47: 77-86
- Pimienta-Barrios E., y P. S. Nobel (1998), Vegetative, Reproductive, And Physiological Adaptations To Aridity Of Pitayo (*Stenocereus queretaroensis*, Cactaceae). Econ. Bot. 52: 401-411
- Pirazzi R., E. Rea, M. Bragaloni (1999), Improvement of Micronutrient Uptake of Valuable Broadleaves in Interaction With *Glomus mosseae*, Geomicrobiology Journal, 16: 79-84
- Pirozynski K. A. & D. W. Malloch (1975), The Origin of Land Plants: a Matter of Mycotropism, BioSystems 6:153-164
- Read D.J., (1999), Mycorrhiza- The State Of The Art. En: Mycorrhiza, Structure, Function, Molecular Biology And Biotechnology, Varma a., B., Hock, Berlin, springer pp.3-37
- Read D. J., C. P. D. Birch (1988), The Effect and Implications of Disturbance of Mycorrhiza Micelia Systems. Proc. R. Soc. Edinburgo 94B:13-24
- Reeves F. B., D. Wagner, T. Moorman, J. Kiel (1979), The Role of Endomycorrhizae in Revegetation Practices in the Semi-Arid West. I.A. Comparison of Incidence of Mycorrhizae in Severely Disturbed us Natural Environments, Am J Bot 66:6-13
- Richter S. B., R. L. Tiller, J. C. Stutz (2002), Assessment Of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Propagules And Colonization From Abandoned Agricultural Fields And Semi-Arid Grasslands In Riparian Floodplains, Elsevier, Applied Soil Ecology 20: 227-238
- Rincón E., P. Huante, Y. Ramírez (1993), Influence Of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae On Biomass Production By The Cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*, Springer-Verlag, Mycorrhiza 3: 79-81

- Robson A. D., L.K. Abbott, N. Malajczuc (1994), Management of Mycorrhizas in Agriculture, Horticulture, and Forestry, Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Rzedowski J., G. Calderón (2001), Flora Fanerogámica del Valle de México, Instituto de Ecología A.C., 2ª ed., Centro Regional del Bajío, Comisión Nacional Para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.
- Rzedowski J. (1978), Vegetación de México, Limusa, México
- Salisbury F.B., y C.W. Ross (1994), Fisiología Vegetal, Grupo Editorial Iberoamérica, México.
- Sanders I. R., R.T. Koide, D. L. Shumway(1998), Diversity And Structure In Natural Communities: The Role Of The Mycorrhizal Symbiosis. En: Mycorrhiza, Structure, Function, Molecular Biology And Biototechnology, Varma a., B., Hock, Berlin, springer pp. 521-556
- Sasaki A., M. Fujiyoshi, S. Shidara, T. Nakatsubo (2001), Effects On Nutrients And Arbuscular Mycorrhizal Colonisation On The Growth Of *Salix gracilistyla* Seedlings In A Nutrient-Poor Fluvial Bar, Ecological Research 16: 165-172
- Scheloske S., M. Maetz, A. Schüßler (2001), Heavy Metal Uptake of *Geosiphon pyriforme*, Elsevier, Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B 181:659-663
- Schwab S., F. B. Reeves (1981), The Role of Endomycorrhizae in Revegetation Practices in the Semi-Arid west, III. Vertical Distribution of VA-Mycorrhiza Inoculum Potential, Am J Bot 18:1293-1297
- Silvertown, J. (1988). The Demographic And Evolutionary Consequences Of Seed Dormancy. En:Davy, A.J., Hutchings, M.J. & Watkinson, A.R. (Eds), Plant Population Ecology, pp. 205-219.Oxford: Blackwell Scientific Publications. 478 pp.
- Smith S. E. y D.J. Read (1997) Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, Gran Bretaña. pp. 9-160
- Srivastava D., R. Kapoor, S.K. Srivastava, Mukerji K.G., (1996), Vesicular Arbuscular Mycorrhiza - an overview. En: "Concepts in Mycorrhizal Research" K.G. Mukerji, Kluwer Academic Publishers. Netherlands. Vol 19/2 pp. 1-39

- Stevens K. J., R. L. Peterson (1996), The Effect Of A Water Gradient On The Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Status of *Lythrum salicaria* L. (purple loosestrife), Springer-Verlag, Mycorrhiza 6: 99-104
- Taiz L., E. Zeiger (2002), Plant Physiology, 3a ed, Sinawer Associates Inc. Publishers, Massachusetts
- Thanuja T.V., Hedge R. V. , M. N. Sreenivasa (2002), Induction Of Rooting And Root Growth In Black Pepper Cuttings (*Piper nigrum* L.) With The Inoculation Of Arbuscular Mycorrhizae, Elsevier, Scientia Horticulturae 92: 339-346
- Van der Heijden E. W., T. W. Kuyper (2001), Does Origin Of Mycorrhizal Fungus Or Mycorrhizal Plant Influence Effectiveness Of The Mycorrhizal Symbiosis?, Kluwer Academic Publishers, Plant and Soil 230: 161-174
- Van Noordwijk K. M., y P. de Willigen (1987), Agricultural Concepts Of Roots: From Morphogenetic To Functional Equilibrium Between Root And Shoot Growth, Netherlands, Journal of Agricultural Science 35: 487-496
- Varma A., (1998), Mycorrhiza Manual, Springer-Verlag, Germany.
- Varma A., (1999), Functions and Application of Arbuscular Mycorrhizal Funji in Arid and Semi-Arid Soils: En: Mycorrhiza, Structure, Function, Molecular Biology And Biototechnology, Varma a., B., Hock, Berlin, springer pp. 521-556
- Varma A., H. Schuepp (1996), Influence Of Mycorrhization On The Growth Of Micropropagated Plants. En: Concepts In Mycorrhizal Research Mukergi K.G. Håndbook of Vegetation Science, Kluwer Academic Publishers 19/2: 113-132
- Vázquez Y. C., A. I. Batis (1996), La Restauración de la Vegetación, Árboles Exóticos vs Árboles Nativos, Ciencias 43:16-23
- Velasco M.H. (1991), Las Zonas Áridas y Semiáridas, Limusa, México.
- Ville C., D. W. Martín, L. R. Berg, E. P. Solomon (1996), Biología, 3ª ed, Interamericana-McGraw Hill, México.
- Webley D. M., D. J. Eastwood, C. H. Gimingham (1952), Development of a Soil Microflora in Relation to Plant Succession on Sand-Dunes, Including the Rhizosphere Flora Associated With Colonizing Species, J Ecol 40:168-178

- Wilkinson S. R., y A. J. Ohlrogge (1964), Mechanism For Nitrogen Increased Shoot/Root Ratios, Nature, November 28 Vol 204: 902-904.
- Wilson B. J. (1988), Shoot Competition And Root Competition, Journal of Applied Ecology 25: 279-296
- Yano K., A. Yamamuchi, Y. Kono (1996), Localized Alteration In Lateral Root Development In Roots Colonized By An Arbuscular Mycorrhizal Fungus, Springer-Verlag, Mycorrhiza 6: 409-415.

ANEXOS

Cuadro 9.- ANOVA de un factor para la sobrevivencia de los tratamientos húmedos al final del experimento

ANOVA Table for SOBREVIVENCIA by TRATAMIENTOS

| Analysis of Variance | | | | | |
|----------------------|----------------|----|-------------|---------|---------|
| Source | Sum of Squares | Df | Mean Square | F-Ratio | P-Value |
| Between groups | 0.98 | 1 | 0.98 | 4.20 | 0.0459 |
| Within groups | 11.2 | 48 | 0.233333 | | |
| Total (Corr.) | 12.18 | 49 | | | |

Cuadro 10.- ANOVA de dos factores para colonización micorrícica de *O. streptacantha*

Analysis of Variance for datos - Type III Sums of Squares

| Source | Sum of Squares | Df | Mean Square | F-Ratio | P-Value |
|-------------------|----------------|----|-------------|---------|---------|
| MAIN EFFECTS | | | | | |
| A: Micorrizacion | 8611.25 | 1 | 8611.25 | 66.24 | 0.0000 |
| B: Riegos | 1531.25 | 1 | 1531.25 | 11.78 | 0.0034 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 1201.25 | 1 | 1201.25 | 9.24 | 0.0078 |
| RESIDUAL | 2080.0 | 16 | 130.0 | | |
| TOTAL (CORRECTED) | 13423.8 | 19 | | | |

Cuadro 11.- Valores de biomasa seca y cociente Raíz/Vástago obtenidos para cada tratamiento

| | Biomasa aérea | Biomasa radical | Biomasa total | Cociente raíz/vástago |
|-----|---------------|-----------------|---------------|-----------------------|
| M+H | 0.1148 | 0.03313 | 0.14793 | 0.28858885 |
| | 0.1201 | 0.03456 | 0.15466 | 0.2877602 |
| | 0.185 | 0.02625 | 0.21125 | 0.141891892 |
| | 0.1417 | 0.03776 | 0.17946 | 0.266478476 |
| | 0.1483 | 0.1065 | 0.2548 | 0.718138908 |
| M-H | 0.0193 | 0.0018 | 0.0211 | 0.093264249 |
| | 0.1309 | 0.01348 | 0.14438 | 0.102979374 |
| | 0.0848 | 0.0114 | 0.0962 | 0.134433962 |
| | 0.0963 | 0.0155 | 0.1118 | 0.160955348 |
| | 0.0135 | 0.0025 | 0.016 | 0.185185185 |

| | | | | |
|-----|--------|----------|----------|-------------|
| M+S | 0.0174 | 0.003 | 0.0204 | 0.172413793 |
| | 0.1224 | 0.02679 | 0.14919 | 0.218872549 |
| | 0.0335 | 0.008174 | 0.041674 | 0.244 |
| | 0.0936 | 0.02233 | 0.11593 | 0.238568376 |
| | 0.0757 | 0.02749 | 0.10319 | 0.363143989 |
| M-S | 0.0049 | 0.0013 | 0.0062 | 0.265306122 |
| | 0.0444 | 0.0081 | 0.0525 | 0.182432432 |
| | 0.0122 | 0.01187 | 0.02407 | 0.97295082 |
| | 0.067 | 0.06379 | 0.13079 | 0.952089552 |
| | 0.0753 | 0.02216 | 0.09746 | 0.294289509 |

Cuadro 12.- ANOVA de dos factores para la biomasa seca aérea.

| Analysis of Variance for datos - Type III Sums of Squares | | | | | |
|---|----------------|----|-------------|---------|---------|
| Source | Sum of Squares | Df | Mean Square | F-Ratio | P-Value |
| MAIN EFFECTS | | | | | |
| A: Micorrizacion | 0.0126958 | 1 | 0.0126958 | 8.16 | 0.0114 |
| B: Riegos | 0.0129184 | 1 | 0.0129184 | 8.30 | 0.0109 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 0.00256058 | 1 | 0.00256058 | 1.65 | 0.2179 |
| RESIDUAL | 0.0249048 | 16 | 0.00155655 | | |
| TOTAL (CORRECTED) | 0.0530796 | 19 | | | |

Cuadro 13.- ANOVA de dos factores para la biomasa seca radical

| Analysis of Variance for datos - Type III Sums of Squares | | | | | |
|---|----------------|----|-------------|---------|---------|
| Source | Sum of Squares | Df | Mean Square | F-Ratio | P-Value |
| MAIN EFFECTS | | | | | |
| A: Micorrizacion | 0.00151526 | 1 | 0.00151526 | 3.22 | 0.0919 |
| B: Riegos | 0.00038611 | 1 | 0.00038611 | 0.82 | 0.3788 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 0.00226751 | 1 | 0.00226751 | 4.81 | 0.0434 |
| RESIDUAL | 0.00753926 | 16 | 0.000471204 | | |
| TOTAL (CORRECTED) | 0.0117081 | 19 | | | |

Cuadro 14.- ANOVA de dos factores para la biomasa seca total

| Analysis of Variance for datos - Type III Sums of Squares | | | | | |
|---|----------------|----|-------------|---------|---------|
| Source | Sum of Squares | Df | Mean Square | F-Ratio | P-Value |
| MAIN EFFECTS | | | | | |
| A: Micorrizacion | 0.0229831 | 1 | 0.0229831 | 8.59 | 0.0098 |
| B: Riegos | 0.0177713 | 1 | 0.0177713 | 6.64 | 0.0203 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 0.00964729 | 1 | 0.00964729 | 3.60 | 0.0758 |
| RESIDUAL | 0.0428256 | 16 | 0.0026766 | | |
| TOTAL (CORRECTED) | 0.0932273 | 19 | | | |

Cuadro 15.- ANCOVA de dos factores para el cociente Raíz/Vástago

| Analysis of Variance for vástago - Type III Sums of Squares | | | | | |
|---|----------------|----|-------------|---------|---------|
| Source | Sum of Squares | Df | Mean Square | F-Ratio | P-Value |
| COVARIATES | | | | | |
| raiz | 0.00589035 | 1 | 0.00589035 | 4.37 | 0.0529 |
| MAIN EFFECTS | | | | | |
| A: micorrizacion | 0.00589637 | 1 | 0.00589637 | 4.37 | 0.0528 |
| B: riegos | 0.00932158 | 1 | 0.00932158 | 6.91 | 0.0182 |
| RESIDUAL | 0.021575 | 16 | 0.00134844 | | |
| TOTAL (CORRECTED) | 0.0530796 | 19 | | | |

All F-ratios are based on the residual mean square error.

Cuadro 16.- Valores de eficiencia en el uso del agua obtenidos para los cuatro tratamientos

| | M+H | M-H | M+S | M-S |
|----------|-------|-------|-------|-------|
| WUE g/kg | 0.404 | 0.057 | 0.661 | 0.094 |
| | 0.422 | 0.394 | 0.691 | 0.645 |
| | 0.577 | 0.263 | 0.944 | 0.430 |
| | 0.490 | 0.305 | 0.802 | 0.499 |
| | 0.696 | 0.043 | 1.138 | 0.071 |

Cuadro 17.- ANOVA de dos factores para la eficiencia en el uso del agua.

| Analysis of Variance for datos - Type III Sums of Squares | | | | | |
|---|-----------------|-----------|------------------|-----------|---------|
| Source | Sum of Squares | Df | Mean Square | F-Ratio | P-Value |
| MAIN EFFECTS | | | | | |
| A: Micorrizacion | 0.148338 | 1 | 0.148338 | 11.09 | 0.0042 |
| B: Riegos | 0.29884 | 1 | 0.29884 | 22.34 | 0.0002 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 0.0887254 | 1 | 0.0887254 | 6.63 | 0.0203 |
| RESIDUAL | 0.214072 | 16 | 0.0133795 | | |
| TOTAL (CORRECTED) | | | 0.749975 | 19 | |

Cuadro 18.- ANOVA de dos factores para la altura al inicio del experimento

| Analysis of Variance for datos - Type III Sums of Squares | | | | | |
|---|----------------|-----------|----------------|-----------|---------|
| Source | Sum of Squares | Df | Mean Square | F-Ratio | P-Value |
| MAIN EFFECTS | | | | | |
| A: Micorrizacion | 0.0784 | 1 | 0.0784 | 0.08 | 0.7764 |
| B: Riegos | 2.8224 | 1 | 2.8224 | 2.92 | 0.0907 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 0.1296 | 1 | 0.1296 | 0.13 | 0.7150 |
| RESIDUAL | 92.784 | 96 | 0.9665 | | |
| TOTAL (CORRECTED) | | | 95.8144 | 99 | |

Cuadro 19.- ANOVA de dos factores para la altura al final del experimento

| Analysis of Variance for datos - Type III Sums of Squares | | | | | |
|---|----------------|-----------|----------------|-----------|---------|
| Source | Sum of Squares | Df | Mean Square | F-Ratio | P-Value |
| MAIN EFFECTS | | | | | |
| A: Micorrizacion | 9.59362 | 1 | 9.59362 | 4.69 | 0.0334 |
| B: Riegos | 7.97384 | 1 | 7.97384 | 3.90 | 0.0519 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 2.30171 | 1 | 2.30171 | 1.13 | 0.2920 |
| RESIDUAL | 153.268 | 75 | 2.04358 | | |
| TOTAL (CORRECTED) | | | 175.144 | 78 | |

Cuadro 20.- ANOVA de dos factores para el diámetro al inicio del experimento

| Analysis of Variance for Datos - Type III Sums of Squares | | | | | |
|---|----------------|----|-------------|---------|---------|
| Source | Sum of Squares | Df | Mean Square | F-Ratio | P-Value |
| MAIN EFFECTS | | | | | |
| A: Micorrizacion | 0.0289 | 1 | 0.0289 | 0.15 | 0.6964 |
| B: Riegos | 0.1225 | 1 | 0.1225 | 0.65 | 0.4223 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 0.0121 | 1 | 0.0121 | 0.06 | 0.8006 |
| RESIDUAL | 18.1104 | 96 | 0.18865 | | |
| TOTAL (CORRECTED) | 18.2739 | 99 | | | |

Cuadro 21.- ANOVA de dos factores para el diámetro al final del experimento.

| Analysis of Variance for Datos - Type III Sums of Squares | | | | | |
|---|----------------|----|-------------|---------|---------|
| Source | Sum of Squares | Df | Mean Square | F-Ratio | P-Value |
| MAIN EFFECTS | | | | | |
| A: Micorrizacion | 0.101722 | 1 | 0.101722 | 0.93 | 0.3381 |
| B: Riegos | 1.4235 | 1 | 1.4235 | 13.01 | 0.0006 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 0.0408837 | 1 | 0.0408837 | 0.37 | 0.5429 |
| RESIDUAL | 8.20891 | 75 | 0.109452 | | |
| TOTAL (CORRECTED) | | | 9.92076 | 78 | |

Cuadro 22.- ANOVA de dos factores para el potencial hídrico

| Analysis of Variance for datos - Type III Sums of Squares | | | | | |
|---|----------------|----|-------------|---------|---------|
| Source | Sum of Squares | Df | Mean Square | F-Ratio | P-Value |
| MAIN EFFECTS | | | | | |
| A: Micorrizacion | 369.8 | 1 | 369.8 | 15.28 | 0.0013 |
| B: Riegos | 1.25 | 1 | 1.25 | 0.05 | 0.8231 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 0.45 | 1 | 0.45 | 0.02 | 0.8932 |
| RESIDUAL | 387.3 | 16 | 24.2062 | | |
| TOTAL (CORRECTED) | 758.8 | 19 | | | |